S937

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

aus dem Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart

Stuttgart 1. August 1972 Nr. 241

Insektenfossilien aus der unteren Kreide

IV. Psychodidae (Phlebotominae), mit einer kritischen Übersicht über das phylogenetische System der Familie und die bisher beschriebenen Fossilien (Diptera)

Von Willi Hennig, Stuttgart

STAATSSAMM NOV 24 1973 LIBRARY

Mit 83 Abbildungen

INHALTSÜBERSICHT

	Seite
A. Allgemeines über das phylogenetische System der Psychodidae	1
I. Die Psychodidae als monophyletische Gruppe	2
II. Die (ältesten) monophyletischen Teilgruppen der Psychodidae	14
1. Unterfamiliengruppe (Phlebotomoinea)	14
1a. Unterfamilie Bruchomyiinae	18
1b. Unterfamilie Phlebotominae	20
2. Unterfamilie Trichomyiinae	28
3. Unterfamilie Psychodinae	32
3a. Grundplanmerkmale dieser monophyletischen Gruppe	32
3b. Die monophyletischen Teilgruppen der Psychodinae	35
III. Die Frage des Kategorial-Ranges der monophyletischen Teilgruppen der Psychodidae	36
IV. Geographische Verbreitung	37
B. Die fossilen Psychodidae	39
I. Die Fossilien aus der Unterkreide	39
II. Ergänzende und kritische Bemerkungen zu den Fossilien aus dem Baltischen Bernstein	47
1. Unterfamilie Bruchomyiinae	47
2. Unterfamilie Phlebotominae	51
3. Unterfamilie Trichomyiinae	56
4. Unterfamilie Psychodinae	61
III. Verzeichnis der bisher beschriebenen fossilen Psychodidae	62
Literatur	67

A. Allgemeines über das phylogenetische System der Psychodidae

Die Entdeckung mehrerer Arten, die ohne jeden Zweifel in die Unterfamilie Phlebotominae gehören, im fossilen Harz („Bernstein") des Libanon beweist, daß in der unteren Kreidezeit die Psychodidae nicht nur mit ihrer Stammgruppe, sondern bereits mit mehreren ihrer rezenten Teilgruppen vertreten gewesen sein müssen. Die endgültige Beantwortung der Frage, für welche Teilgruppen das gilt, setzt zum Teil zwar die Auffindung weiterer Fossilien voraus. Teilfragen könnten aber auch mit Hilfe der jetzt schon bekannten Fossilien beantwortet werden, wenn wir begründete Vorstellungen über die phylogenetischen Verwandtschaftsbeziehungen hätten, die zwischen den verschiedenen engeren monophyletischen Teilgruppen der Psychodidae bestehen. Leider ist das bisher nur unvollkommen der Fall. Fairchild (1955b) hat

zwar einen Stammbaumentwurf („schematic representation of the phylogeny and relationships of the Phlebotominae and Trichomyiinae) veröffentlicht (Abb. 1). Einige der darin zum Ausdruck gebrachten Annahmen lassen sich aber mit großer Sicherheit widerlegen. Es ist daher notwendig, vor der Beschreibung der Fossilien die Frage nach den monophyletischen Teilgruppen der Psychodidae und ihren phylogenetischen Verwandtschaftsbeziehungen genauer zu untersuchen (siehe dazu Abb. 2, 3).

I. Die Psychodidae als monophyletische Gruppe

Die Untersuchung der phylogenetischen Verwandtschaftsbeziehungen zwischen den Teilgruppen der Psychodidae hat nur dann Sinn und kann nur dann zu vernünftigen Ergebnissen führen, wenn feststeht, daß die Psychodidae in ihrer Gesamtheit selbst eine monophyletische Gruppe sind. Daran ist bisher nie gezweifelt worden, und die Annahme ist auch tatsächlich gut begründet. Leider sind die konstitutiven (= apomorphen Grundplan-) Merkmale bisher noch niemals klar herausgearbeitet worden. Das wäre aber wichtig, weil nur dann die unterschiedlichen Merkmalsausprägungen bei den verschiedenen Teilgruppen richtig beurteilt werden können, und weil die sichere Kenntnis der Grundplanmerkmale der Psychodidae auch die Voraussetzung für die Suche nach der noch immer unbekannten Schwestergruppe der Familie wäre.

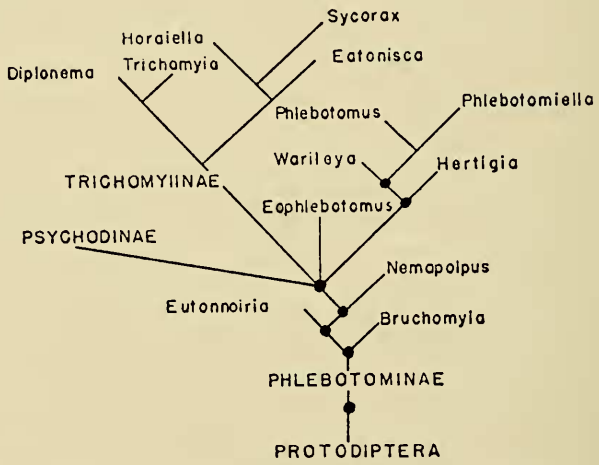


Abb. 1: Stammbaum der Psychodidae nach FAIRCHILD (1955), zum Vergleich mit Abb. 2. Die in die sonst unveränderte Darstellung eingetragenen schwarzen Punkte bezeichnen die Verzweigungsschritte, die nach dem Fund von *Phlebotomites* bereits vor der unteren Kreide (Neokom) erfolgt sein müßten, wenn der Stammbaum richtig wäre.

Zur Zeit können mit mehr oder weniger großer Sicherheit für den Grundplan der Psychodidae die folgenden abgeleiteten Merkmale angenommen werden:

1. Geißelglieder der Fühler mit Askoiden.

Auf den Geißelgliedern der Fühler sind anscheinend bei allen Psychodidae (soweit nicht, in seltenen Fällen, sekundäre Reduktion angenommen werden muß) eigenartige, von FEUERBORN als „Askoide" bezeichnete Gebilde von unbekannter Funktion (Sinnesorgane oder aus Sinnesorganen hervorgegangene Duftorgane?) vorhanden. Sie fehlen bei allen Familien, die möglicherweise als Schwestergruppe der Psychodidae in Frage kommen, und sind daher als konstitutives Merkmal dieser monophyletischen

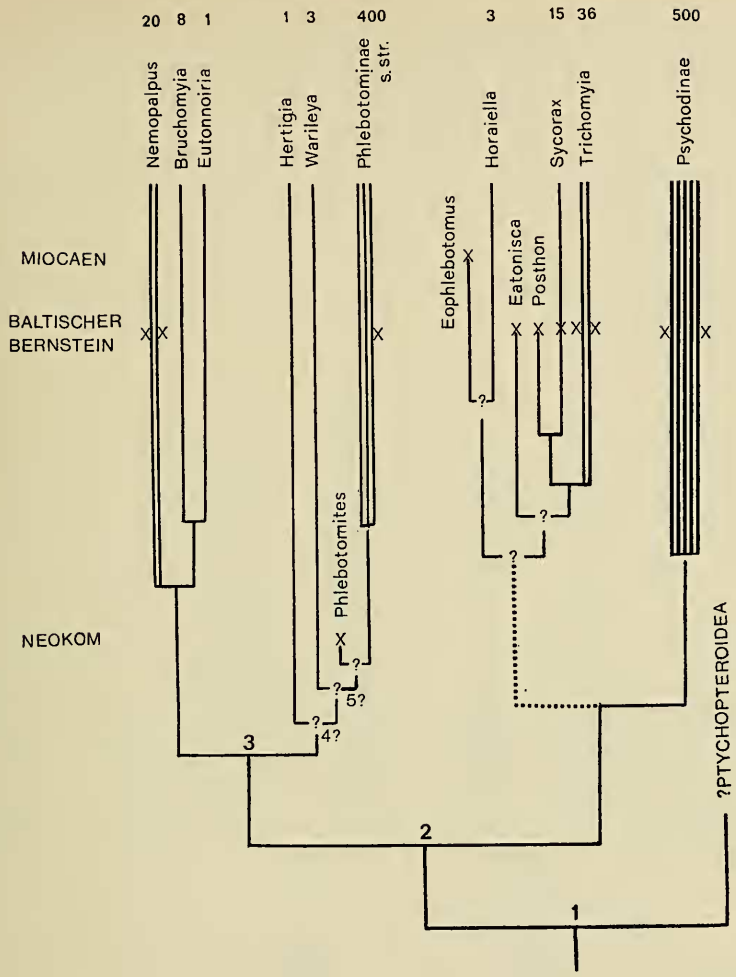


Abb. 2: Stammbaum der Psychodidae, zum Vergleich mit Abb. 1. Die Zahlen 1, 2, 3 bezeichnen diejenigen Verzweigungsschritte, die nach dem Fund von *Phlebotomites* bereits vor der unteren Kreide (Neokom) erfolgt sein müssen. Für die Verzweigungsschritte 4 und 5 ist das unsicher. Von den Funden im Miocän ist nur *Eophlebotomus* (Burmesischer Bernstein) berücksichtigt. Zur Begründung der angenommenen Verwandtschaftsbeziehungen siehe Abb. 3 und den dazugehörigen Text.

Gruppe von besonderem Wert. Vergleichbare (und auf ihre Feinstruktur hin nur hier untersuchte) Gebilde sind nur von den Cecidomyioidea bekannt, die zweifellos nicht als nähere Verwandte der Psychodidae angesehen werden können.

Zahl, Form (z. B. 3-strahlig bei *Psychoda* nach JUNG 1956) und Anordnung der Askoide ist verschieden, und diese Verschiedenheiten werden später vielleicht auch bei der Ermittlung von Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb der Familie helfen können.

2. Reduktion der Grenze zwischen Flügelstiel und Flügelspreite

Die Verschmälerung der Flügelwurzel gehört zu den abgeleiteten Grundplanmerkmalen der Dipteren. Es scheint (siehe HENNIG 1969), daß eine deutliche Grenze zwischen dem schmalen Flügelstiel und der breiten Flügelspreite sich erst innerhalb dieser Gruppe entwickelt hat. Nur bei den Tipulomorpha scheint diese Grenze noch primär zu fehlen. Sekundär fehlt sie allerdings bei einer Reihe von

Dipterenfamilien, zu denen auch die Psychodidae gehören. Da mit der Entstehung des Einschnittes zwischen Flügelstiel und Flügelspreite anscheinend die Reduktion der 2. (nur bei den Tipulomorpha noch vorhandenen) Analader zusammenhängt, kann das Fehlen dieser Ader bei den Psychodidae und bei anderen Familien mit ähnlicher Flügelform als Indiz für die sekundäre Verwischung der Grenze zwischen Flügelstiel und Flügelspreite angesehen werden.

Unter den Dipterenfamilien, die als mögliche Schwestergruppe der Psychodidae in Frage kommen, ist die Grenze zwischen Flügelstiel und Flügelspreite nur bei den Ptychopteridae reduziert. Wenn es aber richtig ist, daß Ptychopteridae und Tanyderidae als Schwestergruppen näher miteinander verwandt

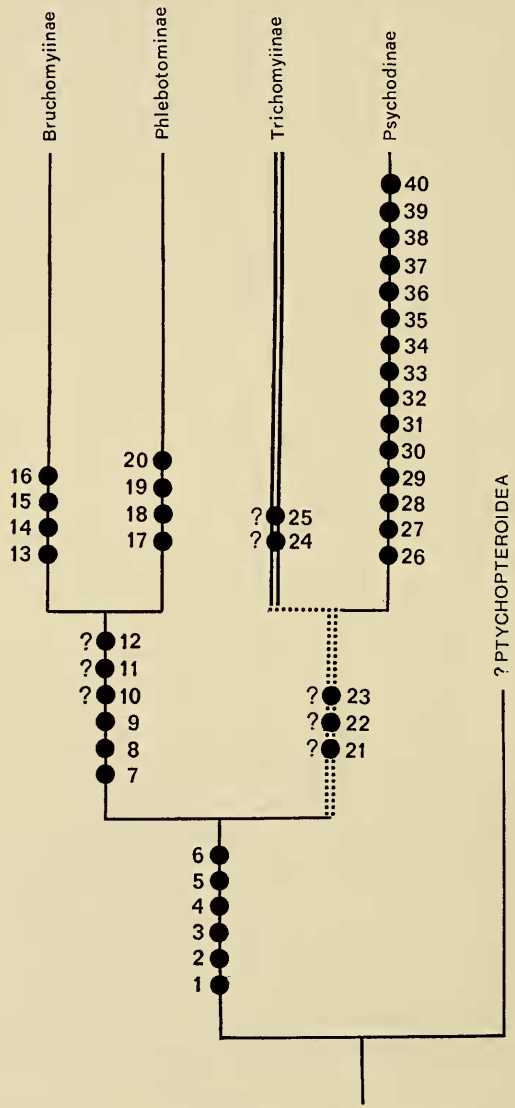


Abb. 3: Verwandtschaftsbeziehungen der Unterfamilien der Psychodidae. Eingetragen sind nur die apomorphen Grundplanmerkmale der vermutlich monophyletischen Gruppen (Synapomorphien der in diesen zusammengefaßten Arten). Unsicher sind Monophylie und Verwandtschaftsbeziehungen der Trichomyiinae. Erklärung der Merkmale 1—6: S. 2—5; Merkmal 7—12: S. 14—17; Merkmal 13—16: S. 18—19; Merkmal 17—20: S. 20; Merkmal 21—23: S. 29; Merkmal 24—25: S. 30; Merkmal 26—40: S. 32—35.

sind (siehe HENNIG 1969), dann muß die Grenze zwischen den beiden Flügelregionen bei Ptychopteridae und Psychodidae unabhängig reduziert worden sein, denn bei den Tanyderidae ist sie noch sehr deutlich vorhanden. Das Merkmal kann daher, unbeschadet der Tatsache, daß es durch Konvergenz auch bei anderen Familien entstanden ist, als konstitutives Merkmal der Psychodidae (d. h. als Synapomorphie aller Arten dieser Gruppe) angesehen werden.

Über die vermeintliche „Alula" der Psychodidae siehe S. 32—33!

3, 4. Verkürzung der hinteren Basalzelle und der Analader (1 *A*)

Diese beiden zweifellos abgeleiteten Merkmale sind im Grundplan keiner der Familien vorhanden, die als mögliche Schwestergruppe der Psychodidae in Frage kommen. Sie haben daher besonderen Wert für die Begründung der Annahme, daß die Psychodidae eine monophyletische Gruppe sind. Wahrscheinlich besteht irgendein funktioneller, bisher aber noch nicht aufgeklärter Zusammenhang mit dem unter „2" genannten Merkmal.

5. Reduktion der hinteren Querader (*tp*): keine geschlossene Diskalzelle vorhanden

Öffnung der zum Grundplan der Dipteren gehörenden Diskalzelle durch Reduktion der hinteren Querader ist bei den Nematoceren ohne Zweifel mehrfach unabhängig erfolgt. Unter den Familien, die als Schwestergruppe der Psychodidae in Frage kommen, fehlt die hintere Querader bei den Culicomorpha und Ptychopteridae. Wenn sich bestätigen sollte, daß als Schwestergruppe der Psychodidae die Ptychopteroidea (Tanyderidae + Ptychopteridae) anzusehen sind (HENNIG 1969), dann muß die Reduktion der hinteren Querader bei den Ptychopteridae und Psychodidae unabhängig erfolgt sein, denn bei den Tanyderidae ist sie noch vorhanden. Ihr Fehlen wäre dann tatsächlich zu den konstitutiven Merkmalen der Psychodidae zu rechnen. Sollte sich aber, wider alles Erwarten, zeigen, daß die Culicomorpha die Schwestergruppe der Psychodidae sind, dann wäre das Fehlen der hinteren Querader aus dem Grundplan einer übergeordneten Gruppe in den der Psychodidae übernommen worden.

Der Wert dieses an sich (bezogen auf den Grundplan der Dipteren) zweifellos abgeleiteten Merkmales als Indiz für die Monophylie der Psychodidae ist also nicht sehr groß. Nach STUCKENBERG (1962) ist eine hintere Querader (*tp*) bei manchen Exemplaren von *Nemopalpus transvaalensis* Stuckenberg vorhanden. Meiner Ansicht nach handelt es sich dabei um eine sekundäre Erscheinung. Das Vorhandensein von Aderstümpfen an mehreren Längsadern zeigt wohl, daß *Nemopalpus transvaalensis* zur Ausbildung überzähliger Strukturen im Flügelgeäder neigt. Dabei kann es sich, im Falle der *tp*, durchaus um eine Reaktivierung der im Genom noch nicht ganz unterdrückten Merkmalsanlage handeln.

6. Reduktion einer Spermatheka: Nur 2 Spermatheken vorhanden

Zum Grundplan der Dipteren gehören so gut wie sicher 3 Spermatheken. Auch bei den Culicomorpha und Ptychopteridae sind, mindestens im Grundplan, 3 Spermatheken vorhanden. Die Reduktion einer Spermatheka kann daher sicherlich zu den konstitutiven Merkmalen der Psychodidae gerechnet werden.

Außer den vorstehend angeführten Merkmalen, die mit einem hohen, wenn auch etwas verschiedenen Grad von Wahrscheinlichkeit als abgeleitete Grundplanmerkmale der Psychodidae und deshalb als konstitutive Merkmale dieser monophyletischen Gruppe gelten können, gibt es zweifellos noch weitere solche Merkmale. Das ist aber bisher nicht deutlich zu erkennen. Ich möchte daher auf einige Unklarheiten in der Morphologie der Psychodidae hinweisen, die mir ganz besonders eine sorgfältige, vergleichene Untersuchung zu verdienen scheinen.

Mundwerkzeuge der Imagines. Das Vorhandensein von Mandibeln beim Weibchen ist zweifellos ein plesiomorphes Merkmal, das aus dem Grundplan der Dipteren in den der Psychodidae übernommen wurde. Bisher ist aber leider nicht bekannt, inwieweit bei den Mundwerkzeugen derjenigen Psychodidae, deren Weibchen noch Mandibeln besitzen, auch apomorphe Merkmale vorkommen. GAD (1951) beschrieb bei den Ceratopogonidae Strukturen, mit deren Hilfe die Mandibeln dieser Gruppe in der Ruhelage zusammengehalten werden wie die Klingen einer geschlos-

senen Schere. Er wies darauf hin, daß CHRISTOPHERS, SHORTT & BARRAUD (1926) bei *Phlebotomus* ganz ähnliche Strukturen beschrieben haben, ohne allerdings deren funktionelle Bedeutung zu erkennen. Es wäre wichtig zu wissen, ob bei *Horaiella*, der einzigen Gattung der Psychodidae, bei der außerdem noch Mandibeln vorkommen, die gleichen Strukturen vorhanden sind wie bei den Phlebotominae. Dann müßte man versuchen, Anhaltspunkte für die Beantwortung der Frage zu gewinnen, ob der Druckknopfmechanismus der Mandibeln bei den Phlebotominae (und *Horaiella*?) und bei den Ceratopogonidae unabhängig, durch Konvergenz, entstanden ist, oder ob er bei beiden Gruppen von einem entfernten gemeinsamen Vorfahren übernommen wurde und bei allen anderen Familien, denen er fehlt, obwohl auch sie noch Mandibeln besitzen, sekundär verloren gegangen ist.

Pseudotracheen fehlen auf den Labellen der Psychodidae ebenso wie bei den meisten anderen Nematocera. Nach den bisherigen Angaben scheint es sich dabei um ein apomorphes Merkmal zu handeln, da man nach dem Vorkommen von Pseudotracheen bei einigen Tipulidae und Bibionomorpha (PETERSON 1916, CRAMPTON 1942) diese Gebilde dem Grundplan der Dipteren zuschreiben müßte. Ich halte es aber für möglich, daß die sogenannten „Pseudotracheen" einiger Nematoceren Bildungen sui generis sind, und daß echte Pseudotracheen tatsächlich nur bei den Brachycera vorkommen.

Größe und allgemeine Körpergestalt der Psychodidae sind ebenfalls Merkmale, die bisher noch nicht genügend untersucht wurden. Das wäre aber nicht nur aus Gründen der Vollständigkeit wichtig, sondern vor allem deswegen, weil die Entwicklung anderer, in der Systematik häufiger berücksichtigter Merkmale offenbar enge Beziehungen zur Entwicklung der allgemeinen Körpergestalt hat und ohne deren Kenntnis nicht wirklich zu verstehen ist. Das gilt z. B. für das Flügelgeäder.

Wahrscheinlich gehören zum Grundplan der Psychodidae als apomorphe Merkmale auch eine gewisse Reduktion der Körpergröße und eine Verlängerung und Verdichtung der Körper- und Flügelbehaarung.

Schwieriger zu beantworten ist die Frage, ob dem Grundplan der Familie auch apomorphe Züge in der allgemeinen Körpergestalt zugeschrieben werden müssen. Die beiden Unterfamilien Bruchomyiinae und Phlebotominae zeichnen sich durch verhältnismäßig langes, schlankes Abdomen, lange, fadenförmige Fühler und Beine sowie schmale Flügel aus. Ähnliche Fadenbeine treten bei vielen Nematoceren-Gruppen auf. Daß es sich dabei um ein abgeleitetes (und mehrfach konvergent entstandenes) Merkmal handelt, geht daraus hervor, daß bei diesen langbeinigen Formen der TDT-Muskel (Tergale Depressormuskel des Trochanters; t-tr1-Muskel im Sinne von MATSUDA 1970) fehlt. Bei den Psychodidae (auch bei der langbeinigen Gattung *Nemopalpus*) ist dieser Muskel nach SMART (1959) vorhanden. Das spricht dafür, daß mindestens extreme Langbeinigkeit nicht zu den abgeleiteten Grundplanmerkmalen der Familie gehört. Bei den Ptychopteridae fehlt der Muskel nach SMART (1959). Da die Tanyderidae bisher nicht untersucht wurden, läßt sich leider nicht sagen, ob die Psychodidae in diesem Merkmal ursprünglicher sind als ihre mutmaßliche Schwestergruppe.

Mir scheint es aber nicht zweifelhaft, daß bei den Trichomyiinae und vor allem bei den Psychodinae die Entwicklung zu einer Verkürzung des Abdomens, der Fühler und der Beine geführt hat. Das prägt sich unter anderem in der zunehmenden Ver-

kürzung und Veränderung der im Grundplan zweifellos zylindrischen Fühlerglieder aus. Damit ist aber die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, daß bei den Psychodidae (im Grundplan) zunächst eine Verlängerung des Abdomens und der Körperanhänge stattgefunden hatte, die später wieder rückgängig gemacht wurde. Eine vergleichende Betrachtung des Flügelgeäders und der Flügelgestalt scheint diese Annahme nahezulegen. Ganz allgemein ist bei den Dipteren eine Verlängerung des Abdomens mit einer Verschmälerung des Flügels verbunden, während bei Gruppen mit kurzem und gedrungenem Abdomen verhältnismäßig breite Flügel vorkommen.

Flügelform und Flügelgeäder. Sehr schmale Flügel besitzen unter den Psychodidae die Bruchomyiinae (Abb. 4, 5). Da das Geäder dieser Gruppe sonst recht ursprünglich ist, möchte man annehmen, daß ihr Flügel dem Grundplan der Psychodidae recht nahe steht. Aber auch hier ist (sekundär!) eine deutliche Grenze zwischen Flügelstiel und Flügelspreite nicht vorhanden und die *r-m*-Querader fehlt. Das deutet auf eine große Verschmälerung des Flügels schon im Grundplan des Flügels, offenbar im Zusammenhang mit einer Verlängerung des Abdomens und der Körperanhänge hin.

Eine weitere, über den Grundplan hinausgehende Verschmälerung des Flügels dürfte bei den Phlebotominae eingetreten sein (Abb. 7—9). Dafür spricht die vollständige Reduktion der Analader (1 *A*) und die Verkürzung des CuA_1. Während die Analader sonst bei den Psychodidae allgemein erhalten ist, scheint die Verkürzung von CuA_1 mehrmals unabhängig erfolgt zu sein: außer bei den Phlebotominae auch

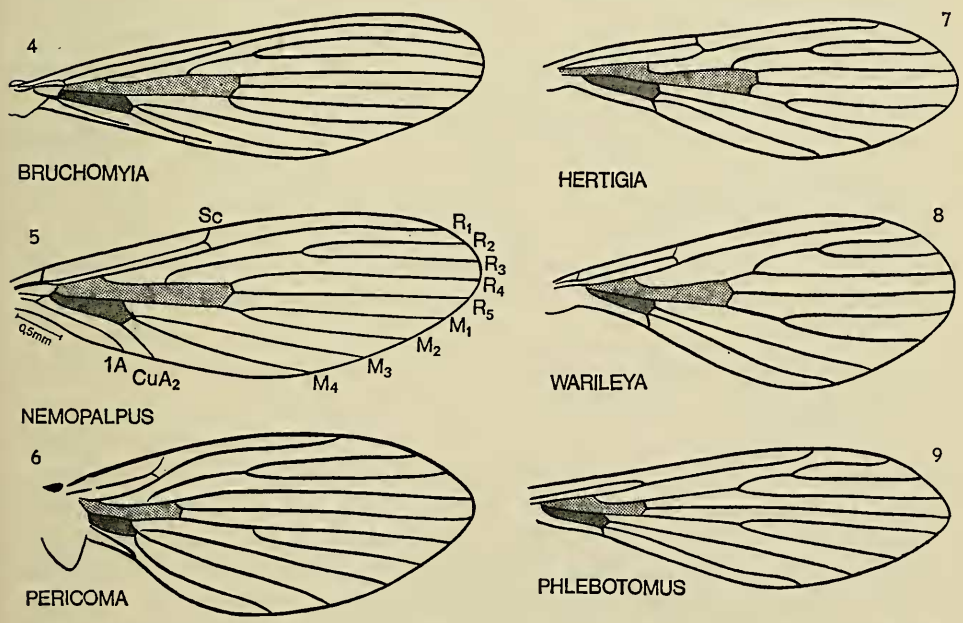


Abb. 4—9: Flügel von *Bruchomyia fusca* Barretto (4; nach FAIRCHILD 1952), *Nemopalpus tertiariae* Meunier (5: Baltischer Bernstein; Exemplar N. α 200), *Pericoma* spec. (6), *Hertigia hertigi* Fairchild (7; nach FAIRCHILD 1949), *Warileya rotundipennis* Fairchild & Hertig (8; nach FAIRCHILD & HERTIG 1951) und *Phlebotomus langeroni* Nitzulescu (9).

bei der Gattung *Nemopalpus* (Bruchomyiinae; Abb. 5) und bei der *Sycorax*-Gruppe (Gattungen *Posthon* und *Sycorax*; Abb. 75, 76) der Trichomyinae. Die ungenügend bekannten Gattungen *Eophlebotomus* (fossil) und *Horaiella* müssen hier und bei den folgenden Erörterungen außer Betracht bleiben.

Die Erhöhung der Fühlergliederzahl bei *Bruchomyia* und (extrem) *Eutonnoiria* spricht dafür, daß die (oder wenigstens einige) Bruchomyiinae auch in der Verlängerung der Körperanhänge über den Grundplan der Psychodidae hinaus gegangen sind, im Gegensatz zu den Trichomyiinae und Psychodinae, bei denen eher eine Verkürzung stattgefunden hat.

Die Trichomyiinae (Abb. 71—76; mit Ausnahmen der Gattung *Horaiella*) und einige offenbar relativ ursprüngliche Phlebotominae (Gattung *Warileya*; *Phlebotomites* aus der unteren Kreide) zeichnen sich durch einen in der Distalhälfte verhältnismäßig breiten und am Ende breit abgerundeten Flügel aus (Abb. 8, 27—30). Bei allen diesen Gruppen ist der Ursprung von R_{2+3} in Richtung nach der Flügelspitze hin, über den Ursprung von R_5 hinaus, verschoben. Vielleicht steht das im Zusammenhang mit der Verbreitung des distalen Flügelabschnittes.

Bei den meisten rezenten Phlebotominae ist allerdings der Flügel auch in der Distalhälfte schmal und (im Gegensatz zu den Bruchomyiinae) am Ende zugespitzt, so daß er eine lorbeerblattförmige Gestalt gewinnt (Abb. 9). Möglicherweise läßt sich hier eine Beziehung zu der manchmal extremen Verlängerung der Hinterrandbehaarung des Flügels (Übergang zur Ptilopterygie) finden. Darüber gibt es in der Literatur leider nur recht ungenaue Angaben, weil die bei der Betrachtung des Flügelgeäders störende Behaarung bei der Anfertigung mikroskopischer Präparate meist entfernt wird. Ich bin aber überzeugt, daß eine stärkere Beachtung der Beziehungen zwischen Flügelgestalt und -Behaarung interessante Aufschlüsse ergeben würde.

Eine lorbeerblattförmige Gestalt besitzt der Flügel auch bei den Psychodinae (Abb. 6). Hier ist diese Entwicklung aber anscheinend ganz unabhängig erfolgt. Eine über den Grundplan der Psychodidae hinausgehende Verschmälerung der Flügelbasis ist ihr offenbar nicht vorausgegangen; denn CuA_2 ist nicht verkürzt und auch die Analader (1 *A*) ist erhalten. Bei den Psychodinae sind auch die ursprünglichen Lagebeziehungen zwischen den Verzweigungsstellen des Radialsektors erhalten. Das spricht dafür, daß hier der Zuspitzung des distalen Flügelabschnittes eine wesentliche Verbreiterung nicht vorausgegangen ist wie anscheinend bei den Phlebotominae.

Die Psychodinae zeichnen sich dadurch aus, daß hier namentlich die schon ursprünglich in der proximalen Flügelhälfte gelegenen Verzweigungsstellen der Längsadern extrem weit nach der Flügelwurzel hin verschoben sind.

Eine ähnliche, wenn auch bei weitem nicht so auffällige Verschiebung ist auch für *Trichomyia* charakteristisch. Das wird besonders bei einem Vergleich mit der *Sycorax*-Gruppe (*Posthon*, *Sycorax*) deutlich. Sowohl die vordere, wie auch die hintere Basalzelle sind bei *Trichomyia* (Abb. 73, 74) deutlich kürzer als bei *Posthon* und *Sycorax* (Abb. 75, 76). Es scheint, daß die Verschiebung der Ursprünge verschiedener Längsadern, die durch die Verkürzung der beiden Basalzellen angezeigt wird, bei *Trichomyia* ebenso wie bei den *Psychodinae* dadurch ermöglicht wurde, daß bei diesen beiden Gruppen die Verschmälerung der Flügelbasis noch nicht so weit fortgeschritten ist wie bei der *Sycorax*-Gruppe. Das geht ebenso aus dem Umriß des Flügels wie aus dem noch unverkürzten Verlauf von CuA_2 hervor. Daß es sich aber bei der Verkürzung

der beiden Basalzellen um Konvergenz handeln muß, darf man daraus schließen, daß bei *Trichomyia* der Ursprung von R_{2+3} im Gegensatz zu den Psychodinae und ebenso wie bei der *Sycorax*-Gruppe in Richtung nach der Flügelspitze verschoben ist und vielleicht auch daraus, daß R_{2+3} bei *Trichomyia* und bei der *Sycorax*-Gruppe nicht mehr gegabelt ist wie bei den Psychodinae. Es scheint also ziemlich sicher, daß der Verkürzung der beiden Basalzellen bei *Trichomyia* gewisse Veränderungen im Flügelgeäder vorausgegangen waren, die bei den Psychodinae niemals eingetreten sind.

Ich bin auf die mutmaßliche Entwicklung des Flügels der Psychodidae besonders ausführlich eingegangen, gerade weil hier (namentlich im Hinblick auf die Gattungen *Eophlebotomus* und *Horaiella*) noch manche Fragen offen sind. Manchmal wird die Ansicht vertreten, daß Entwicklungstendenzen (Trends), die in einer Gruppe mehrfach unabhängig und deshalb konvergent zu ähnlichen apomorphen Merkmalsausprägungen geführt haben, die Arbeit der phylogenetischen Systematik erschweren oder sichere Ergebnisse unmöglich machen können. Es zeigt sich aber oft, daß in einem relativ komplexen Merkmalsgefüge bei verschiedenen Verwandtschaftsgruppen die einzelnen Merkmale selten gleichzeitig von an sich in die gleiche Richtung führenden Entwicklungstendenzen erfaßt werden. Wenn man das beachtet, dann kann die Feststellung der Heterochronie in der Entwicklung der einzelnen Komponenten eines Merkmalsgefüges geradezu eine wertvolle Hilfe sein. Das gilt allerdings nicht, wenn man die einzelnen Merkmale ausschließlich formal (Fehlen oder Vorhandensein bestimmter Adern, Länge einzelner Abschnitte des Geäders usw.) behandelt.

Das männliche Hypopygium. Fast alle Psychodidae besitzen ein Hypopygium inversum. Eine Drehung des Hypopygiums um annähernd 180° kommt bei vielen nematoceren Dipteren vor und ist hier wahrscheinlich mehrfach unabhängig entstanden. Da ein solches Hpopygium inversum bei den Ptychopteridae fehlt (Peus 1958b) und auch bei den Tanyderidae nur in eingeschränktem Sinne vorhanden ist (Peus 1958a), gehört es möglicherweise zu den apomorphen Grundplanmerkmalen der Psychodidae.

Nach Jung (1958b) besitzen die Gattungen *Horaiella* und *Sycorax* kein Hypopygium inversum. Damit ergibt sich die Frage, ob es sich dabei um ein ursprüngliches oder um ein nur scheinbar ursprüngliches, in Wirklichkeit apomorphes (pseudoplesiomorphes) Merkmal im Rahmen der Psychodidae handelt.

Für die noch in verschiedener Hinsicht rätselhafte Gattung *Horaiella* läßt sich bisher leider keine Antwort geben. Bisher ist selbst die Frage, ob es sich bei *Horaiella* um ein Hypopygium inversum handelt oder nicht, noch nicht eindeutig geklärt (Jung 1958b).

Für *Sycorax* darf man aber mit ziemlicher Sicherheit annehmen, daß die Drehung des Hypopygiums hier sekundär unterdrückt ist. Bei der Gattung *Posthon* (mit der einzigen Art *tumultuosus* Meunier aus dem Baltischen Bernstein) ist nämlich ein deutliches Hypopygium inversum vorhanden. Ihre sonstigen Merkmale sprechen dafür, daß die Gattung mit *Sycorax* am nächsten verwandt ist (siehe S. 57), und in allen neueren Arbeiten gilt *Posthon* als Synonym von *Sycorax*. Aus den Beobachtungen Jungs über das Paarungsverhalten von *Sycorax* scheinen auch die Gründe deutlich zu werden, die bei dieser Gattung zur Unterdrückung der Drehung des Hypopygiums geführt haben: „Als Unterschied zu den Beobachtungen der anderen Autoren bei den

Psychodinae erscheint mir die Tatsache, daß die männlichen Imagines der Gattung *Sycorax* ihr Abdomen in keiner Weise abbiegen, sondern die notwendige Drehung ausschließlich mit Hilfe der Beine vollziehen. Dies dürfte durch das äußerst kurze Abdomen dieser Gattung erklärlich sein" (Jung 1958b).

Sehr verschieden und bisher nicht hinreichend beachtet sind bei den einzelnen Teilgruppen der Psychodidae das 9. Abdominalsegment der Männchen und seine Anhänge.

Die zweigliedrigen „Gonopoden" (Forcipes in descriptiv-taxonomischen Arbeiten, z. B. bei Jung 1956) sind von den Psychodidae offenbar relativ unverändert aus dem Grundplan der Dipteren übernommen worden. Ursprünglich liegen die Basalglieder (Basistyli, Coxite) wohl in der Horizontalebene des Abdomens, gleichgültig, ob das Hypopygium selbst um 180° gedreht ist oder nicht. Die Distalglieder (Dististyli, Styli) sind dann in eben dieser Horizontebene und gegeneinander beweglich, oder sie sind mehr oder weniger deutlich nach dem 9. Sternit, wenn ein Hypopygium inversum vorliegt also nach der Dorsalseite des Tieres gerichtet. Diese ursprünglichen Verhältnisse haben bei den Psychodidae vor allem die Arten der Gattung *Trichomyia* relativ unverändert bewahrt.

Bei den meisten Teilgruppen der Psychodidae aber hat offenbar eine Umorientierung stattgefunden: Die Distalglieder der Gonopoden sind nach dem 9. Tergit und nach den Cerci hin gerichtet. Die Annahme, daß es sich hierbei um einen abgeleiteten Zustand handelt, der aber mehrmals unabhängig entstanden ist, wird durch die Tatsache nahegelegt, daß bei all diesen Gruppen auch das 9. Tergit oder seine Anhänge verlängert sind, bei den einzelnen Gruppen aber in ganz verschiedener Weise. Daraus darf man schließen, daß bei allen denjenigen Formen, bei denen eine Umorientierung in der Bewegungsrichtung der Dististyli stattgefunden hat, diese in irgendeiner, bisher nur zu vermutenden Weise mit dem 9. Tergit und seinen Anhängen zusammenwirken.

Bei den neotropischen *Nemopalpus*-Arten (Abb. 13) und bei der ebenfalls neotropischen Gattung *Bruchomyia* (*Eutonnoiria* unbekannt) ist das gesamte 9. Tergit verlängert. Die Cerci liegen an seinem Ende. Bei den Phlebotominae (Abb. 14) ist das 9. Tergit in 2 lange, seitliche Lappen ausgezogen. Der Cerci haben ihre Lage nicht verändert; sie liegen proximal zwischen den Lappen des 9. Tergites. Bei *Sycorax* (Abb. 12) sind 9. Tergit und Cerci nicht länger als bei der fossilen Gattung *Posthon* (Abb. 11), bei der die Dististyli nach dem 9. Sternit hin gerichtet sind. Die Umorientierung der Dististyli mag bei *Sycorax* aber, anders als bei anderen Psychodidengruppen mit der Unterdrückung des Hypopygium inversum und mit der veränderten Kopulationsweise (siehe oben) zusammenhängen. Bei den Psychodinae (Abb. 15) schließlich ist das 9. Tergit verlängert, vor allem aber sind die Cerci enorm vergrößert und am Ende mit Dornen (Tenacula oder Retinacula) bewehrt (siehe darüber S. 33).

Bei den Gruppen mit relativ ursprünglicher Lage und Bewegungsweise der Gonopoden (z. B. *Posthon*, *Trichomyia*, altweltliche Arten der Gattung *Nemopalpus*) bilden deren Basalglieder (Coxite, Basistyli) offenbar zugleich die seitlichen Stützen des weiblichen Abdomens bei der Kopulation (Abb. 10, 11). Dort wo eine Umorientierung in der Bewegungsrichtung der Dististyli stattgefunden hat, entsteht zwischen dem (hier meist verlängerten) Basistylus und dem verlängerten 9. Tergit eine breite

seitliche Lücke. Bei allen diesen Gruppen (d. h. bei den neuweltlichen Arten der Gattung *Nemopalpus*, bei *Bruchomyia*, bei den Phlebotominae und bei *Sycorax* (Abb. 12, 13, 14) tragen die Basalglieder der Gonopoden mehr oder weniger breite und lange Lappen, von denen die seitlichen Lücken zwischen dem Basistylus (Coxit) und dem 9. Tergit ausgefüllt werden. Offenbar dienen sie dazu, dem weiblichen Abdomen bei der Kopulation die seitliche Stützung zu geben, die das Basalglied der Gonopoden ihnen nicht mehr gewähren kann.

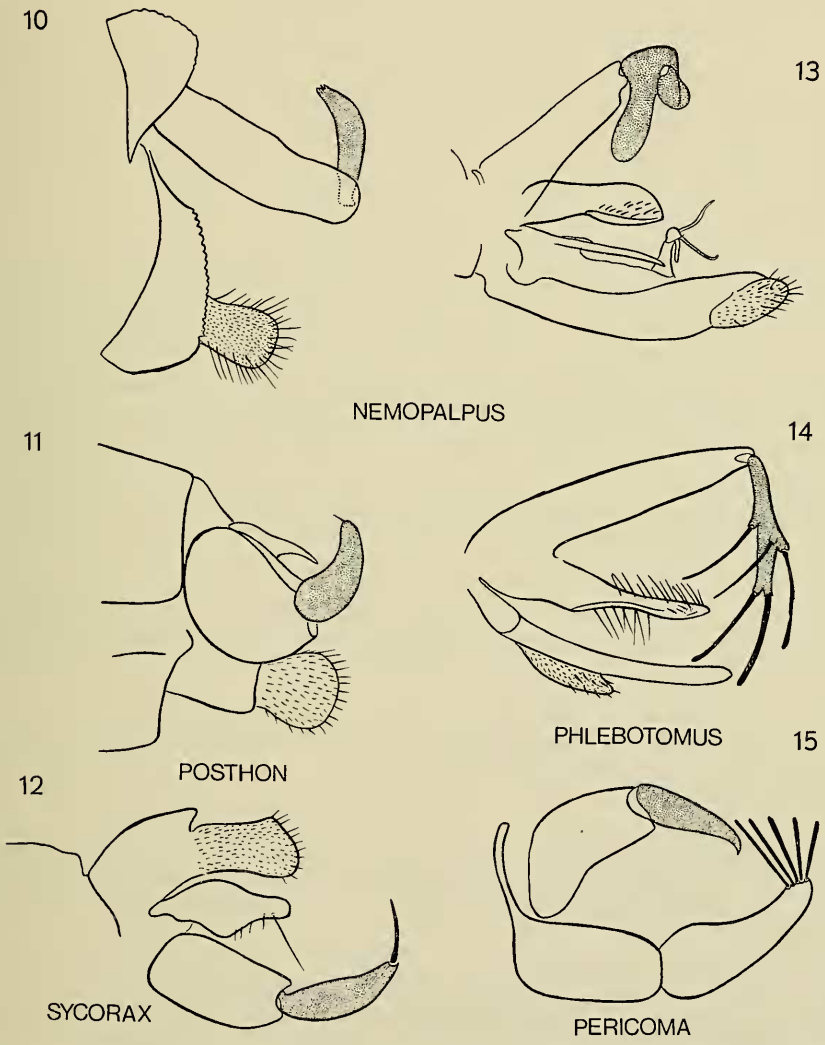


Abb. 10—15: Hypopygium der Männchen von *Nemopalpus transvaalensis* Stuckenberg (10; nach Stuckenberg 1962), *Posthon tumultuosus* Meunier (11; Baltischer Bernstein), *Sycorax silacea* Curtis (12; nach Jung 1956), *Nemopalpus arroyoi* de Leon (13; vereinfacht nach Fairchild 1952), *Phlebotomus major* Annandale (14; nach Theodor 1958) und *Pericoma nubila* Meigen (15; nach Jung 1956). Punktiert ist in allen Abbildungen das Distalglied („Dististylus") der Gonopoden.

Diese seitlichen Lappen werden allgemein als „Parameren" bezeichnet. In der morphologischen Literatur wird diese Bezeichnung aber entweder für die Gonopoden selbst oder für seitliche Spangen gebraucht, die seitlich neben dem Begattungsorgan (Aedeagus) liegen (siehe VAN EMDEN & HENNIG 1970) und oft auch (hintere) Gonapophysen genannt werden. Die sogenannten „Parameren" der Psychodidae scheinen mit diesen „Gonapophysen" nicht homolog zu sein, sondern als Sonderbildungen nur bei einigen Teilgruppen selbständig entstanden zu sein. Es wäre daher sehr erwünscht, die Bezeichnung Parameren auch aus der deskriptiven Psychodiden-Literatur verschwinden zu lassen.

Was aus den oft, wie gesagt, in der morphologischen Literatur auch als Parameren bezeichneten (hinteren) Gonapophysen bei den Männchen der Psychodidae geworden ist, ist bisher leider unbekannt. Ich möchte annehmen, daß sie wenigstens bei einigen Psychodidae (z. B. bei den Phlebotominae, für die das CHRISTOPHERS & BARRAUD 1926 anzunehmen scheinen), mit dem Aedeagus verschmolzen sind. Es ist aber möglich, daß sie sich bei den Psychodinae noch wenigstens teilweise von diesem getrennt erhalten haben. Eine Beantwortung dieser Frage und darüber hinaus eine genaue morphologische Untersuchung des Aedeagus wäre überaus wichtig. Dabei wären namentlich auch die Trichomyiinae zu berücksichtigen, auf deren noch immer ungelöste Verwandtschaftsbeziehungen dadurch vielleicht Licht geworfen werden könnte.

Man könnte sich fragen, ob es nicht wahrscheinlicher ist, daß die bisher sogenannten „Parameren" zum Grundplan der Psychodidae gehören, und daß sie bei den Gruppen, bei denen sie fehlen, reduziert worden sind. Dagegen sprechen aber schon die oben angeführten Gründe, die entschieden die Annahme einer mehrmaligen unabhängigen Entstehung der Besonderheiten im Hypopygium nahelegen, die ihrerseits wieder zur Entstehung der „Parameren" geführt haben. Für die Phlebotominae und die neotropischen Bruchomyiinae vermutet auch FAIRCHILD, daß die sogenannten „Parameren" bei beiden Gruppen unabhängig entstanden sind (siehe S. 19).

Bei den Psychodinae, bei denen die Dististyli ebenfalls gegen die Cerci hin gerichtet sind, und bei denen zwischen den Basistyli und dem 9. Tergit ebenfalls jederseits eine breite Lücke klafft, sind die sogenannten „Parameren" nicht vorhanden (Abb. 15). Wodurch sie funktionell ersetzt werden, ist bisher nicht bekannt. Ein Vergleich der Abbildungen, die MUKERJI (1931) und GEORGES (1963) von der Lage der Teile bei der Kopulation gegeben haben, zeigt, wie groß — schon oberflächlich gesehen — die Unterschiede von *Phlebotomus* und *Psychoda* sind. Es scheint, daß bei den Männchen der Psychodinae wesentliche Funktionen der Gonopoden von der Cerci (die oft auch „Cercopoden" genannt werden) übernommen worden sind, und auch die säbelförmige Ausbildung der weiblichen Cerci bedingt bei dieser Unterfamilie eine wesentlich veränderte Verkoppelung der männlichen und weiblichen Strukturen.

D i e C e r c i d e r W e i b c h e n. Bei den Tanyderidae sind die Cerci der Weibchen nach WILLIAMS (1933) zweigliedrig. Wenn also die Ptychopteroidea (Tanyderidae + Ptychopteridae) als Schwestergruppe der Psychodidae anzusehen sind, dann müßte die Reduktion der weiblichen Cerci zur Eingliedrigkeit bei den Ptychopteridae und Psychodidae unabhängig (durch Konvergenz) erfolgt sein. Die Eingliedrigkeit der Cerci müßte dann zu den abgeleiteten Grundplanmerkmalen der Psychodidae gerechnet werden. Anders wäre das Merkmal zu beurteilen, wenn sich wider Erwarten

herausstellen würde, daß als Schwestergruppe der Psychodidae die Culicomorpha anzusehen sind, denn auch bei diesen sind die Cerci der Weibchen eingliedrig.

Larvenmerkmale. Es ist mehr als fraglich, ob man bei alleiniger Kenntnis der Larven die Psychodidae als monophyletische Gruppe erkannt hätte; denn bisher ist es nicht möglich, mit Sicherheit apomorphe Grundplanmerkmale der Larven anzugeben.

Das gilt zunächst für die Scheinsegmentierung. Sie ist besonders ausgeprägt bei den Larven der Psychodinae. Hier setzen sich nach Jung (1956) „die drei Thorax- und das erste Abdominalsegment aus zwei, das zweite bis siebente Abdominalsegment aus 3 dieser Annuli zusammen." Bei der Larve von *Bruchomyia* bestünden nach Satchell (1953) die 3 Thorakalsegmente aus je 2 und die 7 ersten Abdominalsegmente aus 3 Annuli. Abgesehen vom 1. Abdominalsegment besteht also Übereinstimmung. Eine entsprechende Scheinsegmentierung könnte also zum Grundplan der Psychodidae gehören. Bei denjenigen Gattungen, bei denen sie nicht oder nicht deutlich in Erscheinung tritt (*Trichomyia, Sycorax*) könnte sie sekundär verwischt sein. Andererseits ist bisher aber nicht klar, ob die Scheinsegmentierung nicht schon aus dem Grundplan einer übergeordneten Gruppe übernommen wurde.

Gleiches gilt für die Lage der Prothorakalstigmen „auf zylindrischen, mehr oder minder hohen Fortsätzen" (Jung 1956: Psychodinae) und die Chaetotaxie. Diese ist zwar bei einigen Arten sehr genau beschrieben worden, doch ist bisher weder ein Grundplanmuster klar herausgearbeitet, noch sind Vergleiche mit anderen, möglicherweise verwandten Gruppen angestellt worden. Über die Deutung des ventralen Kopfkapselverschlusses siehe S. 18.

Puppenmerkmale. Bei allen bekannten Puppen der Psychodidae scheinen die Beinscheiden übereinander zu liegen. Das gehört vielleicht zu den abgeleiteten Grundplanmerkmalen der Gruppe; denn bei den Familien, die als Schwestergruppe der Psychodidae in Frage kommen (Ptychopteridae, Tanyderidae, auch Culicomorpha), liegen die Beinscheiden in einer Ebene nebeneinander. Über die funktionelle und biologische Bedeutung dieses Merkmals ist leider nichts bekannt.

Für die Chaetotaxie der Puppen gilt ähnliches wie für die der Larven. Nach Jung (1956) soll sie von Feuerborn in mehreren Arbeiten beschrieben sein. Das gilt aber offenbar nur für die Psychodinae. Chaetotaxie der *Phlebotomus*-Puppen bei Abonnenc (1956).

Wichtig wäre eine sorgfältige vergleichende Untersuchung der Prothorakalhörner. Bisher ist nicht einmal bekannt, ob die prothorakalen Atemhörner oder sitzende Prothorakalstigmen zum Grundplan der Dipteren gehören. Sehr wahrscheinlich haben die Psychodidae die Prothorakalhörner der Puppen wenn nicht aus dem Grundplan der Dipteren (?), so doch aus dem einer übergeordneten Gruppe (Psychodomorpha?) übernommen. Unbekannt ist, ob sie auch apomorphe Merkmale besitzen. Unterschiede bestehen in der Anordnung der Stigmenöffnungen: Bei der Puppe von *Bruchomyia* „apical mit etwa 8 Knospen" (Jung 1958a nach Satchell); bei *Horaiella* ist nur 1 in eine Falte versenktes Stigma vorhanden (nach Jung 1958b); bei den meisten Gattungen (anscheinend auch *Sycorax* und *Trichomyia*) sind die Tüpfel über die Oberfläche des zylindrischen Prothorakalhornes verteilt.

II. Die (ältesten) monophyletischen Teilgruppen der Psychodidae

Gegenwärtig unterscheidet man bei den Psychodidae meist 4 Unterfamilien: Bruchomyiinae, Phlebotominae, Trichomyiinae und Psychodinae. Möglicherweise kann man sie zu 2 monophyletischen Unterfamiliengruppen zusammenfassen, zwischen denen ein Schwestergruppenverhältnis besteht. So gut wie sicher ist die Monophylie bei der 1. Unterfamiliengruppe, während für die Monophylie der 2. bisher nur recht unsichere Indizien vorliegen.

1. Unterfamiliengruppe (Phlebotomoinea)

Auch FAIRCHILD (1955b), wie vor ihm schon SATCHELL (1953b), vertritt die Auffassung, daß die (früher übrigens zu den Tanyderidae gestellten) Bruchomyiinae mit den Phlebotominae näher verwandt sind als mit den Trichomyiinae und Psychodinae. Seiner Stammbaumdarstellung (vgl. Abb. 1) entspricht das aber nicht. Danach wären die Bruchomyiinae überhaupt keine monophyletische (sondern eine paraphyletische) Gruppe, und die Phlebotominae wären mit den Trichomyiinae und Psychodinae näher verwandt als mit den Bruchomyiinae! FAIRCHILD bezeichnet die ganze Gruppe als Unterfamilie Phlebotominae, in der er 2 Tribus, Bruchomyiini und Phlebotomini, unterscheidet. Auf die Frage des absoluten Kategorialranges der Psychodidae und ihrer monophyletischen Teilgruppen werde ich später zurückkommen:

Für die Monophylie der Unterfamiliengruppe (Phlebotomoinea) können bisher nur abgeleitete Merkmale der Larven angeführt werden, die als Synapomorphien der Phlebotominae und Bruchomyiinae und daher als konstitutive Merkmale der Gesamtgruppe (vgl. Abb. 3) gelten können:

7. Zylinderborsten der Larven

SATCHELL (1953b) schreibt über die Larve von *Bruchomyia*: „The majority of the body setae of the fourth stage larva are of a type found nowhere else in the Psychodidae except in *Phlebotomus*. Each appears to be made of a hollow cylinder of rods covered externally with imbricated scales. Up the centre of the cylinder projects a hollow core which expands terminally into a transparent ampulla."

Über die biologische Bedeutung dieser Borsten äußert sich weder SATCHELL noch irgendein anderer Autor. Ich halte es für möglich, daß sie als Anpassung an eine mehr trockene Umgebung anzusehen sind (siehe S. 16).

8. Kaudalfortsätze des letzten Abdominalsegmentes mit je 2 langen Borsten

Im 4. (letzten) Larvenstadium der Phlebotominae besitzt das letzte (9.) Abdominalsegment jederseits einen Fortsatz, der 2 lange Borsten trägt. Bei der Larve von *Bruchomyia argentina* hat jeder Kaudalfortsatz 4 lange Borsten, „but these four long setae in *Bruchomyia* arise by the bifurcation of two" (SATCHELL 1953). Im 1. Larvenstadium der Phlebotominae und Bruchomyinae trägt jeder Kaudalfortsatz nur 1 lange Borste, und bei den Larven der neotropischen *brumpti*-Gruppe („Gattung *Brumptomyia*") ist auch im 4. Larvenstadium nur jederseits 1 Endborste vorhanden (MANGABEIRA & GALINDO 1944). Das sind aber eindeutig Autapomorphien engerer Teilgruppen der Phlebotomoinea. Für den Grundplan dieser Gruppe dürfen wir daher den Besitz je einer langen Borste auf den beiden Kaudalfortsätzen des 9. Abdominalsegmentes im 1. und je zweier langer Borsten in den folgenden Larvenstadien annehmen.

Wenn man sehr kritische Maßstäbe anlegt, muß die Möglichkeit zugegeben werden, daß die Kaudalborsten zum Grundplan der Psychodidenlarven gehören und bei den Larven der Trichomyiinae und Psychodinae verlorengegangen sind ohne Spuren zu hinterlassen. Dafür gibt es aber keinerlei Indizien und nach einem wichtigen, letzten Endes auf W. v. OCCAM zurückgehenden heuristischen Prinzip, nachdem ad-hoc-Hypothesen nicht eingeführt werden dürfen, wenn keine Beobachtungstatsachen dazu zwingen, müssen bis zum eventuellen Beweis des Gegenteils die Kaudalborsten der Larven als apomorphes Grundplanmerkmal der Phlebotomoinea angesehen werden.

9. Antennen der Larven auf 3 Glieder reduziert; Endglied keulenförmig

Da die Larven der Psychodinae 4 Antennenglieder besitzen, muß man diese Gliederzahl wohl dem Grundplan der Psychodinae (als relativ plesiomorphes Merkmal, das bereits aus dem Grundplan einer übergeordneten Gruppe übernommen wurde) zuschreiben, und eine geringere Zahl von Gliedern als apomorphes Merkmal ansehen.

Das Endglied der Antennen ist nicht bei allen Larven der Phlebotominae keulen- oder eiförmig. Bei einigen neotropischen Arten ist das distale Fühlerglied der Larven schlank, verlängert und schwach gebogen. Während dies aber bei einigen Arten für alle Larvenstadien gilt, ist bei anderen das distale Fühlerglied im 1. Stadium keulenförmig und nur in den späteren Stadien lang, schlank und gebogen (Mangabeira & Galindo 1944). Daraus muß man wohl schließen, daß ein nicht ei- oder keulenförmiges Distalglied bei den Phlebotomoinea zu den abgeleiteten Merkmalen gehört, die sich bei einigen wenigen Arten entwickelt haben.

Außer den genannten 3 gibt es sicher noch weitere abgeleitete Larvenmerkmale bei den Phlebotomoinea, vor allem im Bau der Mundwerkzeuge. Die Deutung dieser Merkmale hängt aber eng mit der Frage nach der ursprünglichen Lebensweise der Larven zusammen.

Über die Larven der Psychodinae schreibt Satchell (1953b): „Both the method of feeding and the type of respiratory siphon are adapted to an aquatic or marginal mode of life ...“ Diese Anpassungsmerkmale besitzen die Larven der Phlebotomoinea nicht. Aber „Anpassung (Adaptation)“ ist ebenso wie „Homologie“ ein unbestimmter Begriff, der bei historischen Fragestellungen (und das heißt: in der phylogenetischen Systematik) der Ergänzung bedarf: Die „Anpassung“ der Larven an eine aquatische Lebensweise kann bei der Stammart der Psychodidae entstanden und von der Stammart der Psychodinae (und allen von ihr abstammenden Arten dieser Unterfamilie) übernommen worden sein. Es kann aber auch sein, daß die „Anpassungsmerkmale“ an aquatische Lebensweise erst bei der Stammart der Psychodinae erworben wurden und im Grundplan der Psychodidae und bei der Stammart der Phlebotomoinea noch nicht vorhanden waren. Auf die Entscheidung zwischen diesen beiden alternativen Möglichkeiten kommt es in der Stammesgeschichtsforschung und (was dasselbe bedeutet) in der phylogenetischen Systematik an.

Die Larven der Psychodinae sind dadurch ausgezeichnet, daß die Endsegmente des Abdomens ein geschlossenes Atemrohr bilden, an dessen Ende die beiden Stigmen des 8. Abdominalsegmentes liegen. Das dürfte so gut wie sicher eine Anpassung an eine ausgeprägtere aquatische Lebensweise sein, als wir sie für den Grundplan der Psychodidae voraussetzen dürfen; denn bei den Phlebotomoinea fehlt das Atemrohr und die beiden hinteren Stigmen befinden sich in offenbar ursprünglicher Lage seitlich am 8. Abdominalsegment.

Man könnte versucht sein, deshalb auch die larvalen Mundwerkzeuge der Psychodinae, die nach Satchell ebenfalls an eine aquatische Lebensweise angepaßt sind, als abgeleitet und die larvalen Mundwerkzeuge der Phlebotomoinea als relativ ursprünglich anzusehen. Was die Mandibeln betrifft, so besteht der Unterschied vor allem darin, daß die Larven der Phlebotomoinea stark sklerotisierte, eingliedrige, schräg gegen das Hypostomium wirkende Beißmandibeln, die Larven der Psychodinae aber 2-gliedrige schwächer sklerotisierte, mehr horizontal bewegliche Mandibeln besitzen. Beide Mandibelformen kommen auch bei anderen Nematocerenlarven vor, und es ist eine viel erörterte, bisher aber nicht geklärte Frage, ob man für den Grundplan der Dipteren die 1-gliedrige Beißmandibel oder die 2-gliedrige Mandibel annehmen muß, die zusammen mit den Maxillen einen „Kratz- und Kehrapparat“ bildet.

Ich habe diese Frage im Handbuch der Zoologie ausführlicher dargestellt (HENNIG 1972).

SATCHELL (1953) wies schon darauf hin, daß die Larven der Psychodinae „have their nearest relatives in such families as the Trichoceridae, Rhyphidae, and Ptychopteridae". Da es sich hierbei um relativ ursprüngliche Vertreter verschiedener Dipterengruppen handelt, möchte ich annehmen, daß die Larven der Psychodinae im Bau der Mundwerkzeuge relativ ursprünglich geblieben sind, und daß die 1-gliedrige Beißmandibel der Larven der Phlebotomoinea ein abgeleitetes Merkmal ist, das als Anpassung an festere Nahrung in trockenerer Umgebung entstanden ist.

Das scheint im wesentlichen auch die Ansicht von THEODOR (1958) zu sein, denn er schreibt: „Die meisten Psychodidenlarven sind aquatisch und die Phlebotomenlarven sind als aquatische Larven aufzufassen, die sich an das Leben im Boden angepaßt haben, jedoch Wasser in flüssiger Form nicht entbehren können", das „jedoch kapillar gebunden sein kann". Ohne Wasser sterben sie bei 100° Luftfeuchtigkeit. Sie nehmen Wasser mit dem Futter und durch die Körperoberfläche auf.

Diese Kennzeichnung darf wohl sicher für die Larven aller Phlebotomoinea gelten. Ich halte es für wahrscheinlich, daß die oben beschriebenen, für die ganze Gruppe charakteristischen Zylinderborsten im Wasserhaushalt der Larven eine Rolle spielen. Die „apicale durchsichtige Ampulle" (JUNG 1958b) wäre in ihrer Funktion vielleicht mit den Coxalbläschen mancher Apterygoten zu vergleichen und die seitlichen Fiederhaare dienen vielleicht zum Festhalten feuchter Erdklümpchen; denn nach THEODOR (1958) sind die Larven der Phlebotominae „durch anklebende Erdteilchen von der Umgebung schwer zu unterscheiden."

Unter Berücksichtigung aller dieser Beobachtungen und Überlegungen dürfen wir wohl annehmen, daß die Grundplanlarve der Psychodidae der Grenzfauna zwischen Wasser und Land (Fauna liminaria nach FEUERBORN 1923, teste JUNG 1956) angehört hat. Diese Lebensweise und die daran angepaßten 2-gliedrigen Mandibeln dürften sie aus dem Grundplan einer übergeordneten Gruppe (Diptera ?, Psychodomorpha ?) übernommen haben. Die tatsächliche Funktion der 2-gliedrigen Mandibeln ist anscheinend noch nicht ganz geklärt. Nach SATCHELL (1953b) dienen sie bei den Psychodinae, bei denen sie erhalten sind, „for feeding on a suspension of fine particles". Für die gleiche Gruppe gibt aber JUNG (1956) an, daß die Nahrung mit den „sehr gut entwickelten Mandibeln zerkleinert" wird.

Das Atemrohr am Ende des Abdomens war bei den Larven im Grundplan der Psychodidae noch nicht vorhanden. Es ist erst später (in der Stammgruppe der Psychodinae) entstanden als Anpassung an das Leben in tieferem Wasser oder, wahrscheinlicher, an gelegentliche Überschwemmungen, da die Vorderstigmen erhalten blieben.

Dagegen sind die Larven in der Stammgruppe der Phlebotomoinea zum Leben in feuchten Bodenspalten übergegangen. Dabei haben sie die charakteristischen Zylinderborsten, wahrscheinlich in Anpassung an den schwierigen Wasserhaushalt, erworben, und ihre Mundwerkzeuge wurden zu einem für festere Nahrung („verrottete Blätter, tote Insekten, Exkremente von Reptilien, Nagern usw." nach THEODOR 1958) geeigneteren Apparat umgestaltet.

Unter der Voraussetzung, daß diese Überlegungen im wesentlichen richtig sind, könnten für die (Larven der) Phlebotomoinea noch weitere abgeleitete Merkmale angegeben werden:

10. ? Eingliedrige Beißmandibeln

Bei den Larven der Psychodiden ist nach SATCHELL (1953) die Mandibel „apparently two-jointed through a breakdown in sclerotisation below the incisal process." Sie „swings in and out of the preoral cavity and does not bite against the hypostoma." VAILLANT (1971) bezeichnet die Mandibel der Larve von *Telmatoscopus* eher als 1-gliedrig.

Leider hat JUNG (1956) die Mundwerkzeuge der von ihm untersuchten Larven nicht beschrieben, weil sie wegen ihrer „Kleinheit und Schwerzugänglichkeit" in systematischer Hinsicht keine Rolle spielen. Das könnte aber nur für eine Systematik gelten, der nur an der Gewinnung diagnostischer Merkmale gelegen wäre. Obwohl für einzelne Larven genaue Beschreibungen der Mundwerkzeuge vorliegen (z. B. KEILIN & TATE 1937): *Psychoda albipennis*; ANTHON 1943a; *Telmatoscopus*: VAILLANT 1971), kann man nicht behaupten, daß der Bau der Mandibel im Grundplan der Psychodinae bekannt wäre. Für die Larven von *Maruina*, *Sycorax* und *Psychoda*, also nur sehr entfernt miteinander verwandte Gattungen, geben KEILIN & TATE (1937) an: „all have mandibles with large leaf-like processes and many long plumose or pectinate setae and sensory hairs or processes." Man wird annehmen dürfen, daß diese Merkmale ebenso wie die Zweigliedrigkeit zu den ursprünglichen Merkmalen der Psychodidae gehören.

Bei den Phlebotomoinea ist dagegen die Mandibel stark sklerotisiert, 1-gliedrig; offenbar fehlt die von KEILIN & TATE beschriebene komplizierte Borsten- und Sensillengarnitur. Die Längsachse der Mandibel bildet nach SATCHELL mit der Vertikalachse der Kopfkapsel einen Winkel von 45°. „The teeth of the mandible interdigitate with those of the hypostoma, the largest tooth of the mandible lying alongside that of other in the median space between the two large median teeth of the hypostoma" (SATCHELL 1953b). Dagegen schwingt bei den Psychodinae die Mandibel in der Horizontalebene und beißt nicht gegen das Hypostomium (SATCHELL).

11. ? Labrum und Hypostomium nicht getrennt

Nach SATCHELL (1953) ist bei den Larven der Psychodinae auf der Unterseite des Labrums ein deutlicher, rautenförmiger, borstentragender Epipharynx vorhanden. Da KEILIN & TATE (1937) für *Psychoda albipennis* Zett. angeben, das Labrum sei dem der Larven von *Trichocera*, *Sylvicola* (*Rhyphus*) und *Scatopse* sehr ähnlich, darf man das wohl als die ursprüngliche Ausprägungsform ansehen.

Bei den Larven der Phlebotomoinea „there is no epipharynx ventrally, the surface of the labrum passing imperceptibly into the wall of the pharynx" (SATCHELL 1953b).

Wahrscheinlich ist hier auch die Reduktion der Tormae („Praemandibeln") zu nennen, doch sind die Unterschiede hier noch nicht klar zu erkennen. Nach SATCHELL (1953b) sind bei den Larven der Psychodinae auffällige, bei *Bruchomyia* (und anderen Phlebotomoinen?) aber nur kleine „Praemandibeln" vorhanden.

12. ? Pharynx ohne Filterapparat

Bei den Larven der Psychodinae ist nach SATCHELL (1953b) im Pharynx ein komplizierter Filterapparat vorhanden, der bei den Larven der Phlebotomoinea fehlt. Wenn die oben vorgetragenen Vorstellungen über die Entwicklung der Lebens- und Ernährungsweise der Psychodidenlarven richtig sind, dann muß man annehmen, daß bei den Larven der Phlebotomoinea mit dem Übergang zu festerer Nahrung der pharyngeale Filterapparat verlorengegangen ist.

Für die Maxillen sind bisher keine abgeleiteten Merkmale der Phlebotomoinea herausgearbeitet worden. Nach SATCHELL (1953b) wäre die Cardo bei den Larven dieser Gruppe (mindestens im Grundplan) frei, bei den Psychodinae dagegen mit der Kopfkapselwand (subgenal ridge) verwachsen. Außerdem wäre der Maxillarpalpus bei den Larven der Psychodinae „less distinct" als bei denen der Phlebotomoinea (bzw. *Bruchomyia*). In beiden Merkmalen wären die Larven der Phlebotomoinea also ursprünglicher als die der Psychodinae.

Aus der Tatsache, daß bei den Larven der Phlebotomoinea die Mandibeln gegen das Hypostomium wirken, sollte man folgern, daß auch das Hypostomium bei dieser Gruppe abgeleitete Merkmale besitzt. Darüber ist aber bisher nichts bekannt. Zwar besteht ein Unterscheid zwischen den Gruppen insofern, als das Hypostomium bei

den Phlebotomoinea von der ventralen Kopfkapselwand (bzw. der Hypostomalbrücke) durch eine Naht getrennt ist, bei den Larven der Psychodinae aber nicht (nach SATCHELL 1953b). Was dieser Unterschied bedeutet, ist jedoch unklar. Das liegt zum Teil daran, daß die ventrale Kopfregion noch eines der umstrittensten Kapitel in der Morphologie der Dipterenlarven ist.Die gezähnte Platte, die bei vielen, namentlich aquatischen und subaquatischen, Dipterenlarven (nicht bei den Bibionomorpha und Brachycera) den vorderen Abschluß der ventralen Kopfkapselwand bildet, wurde in älteren Arbeiten meist als „Mentum" gedeutet.

ANTHON (1943a) nimmt dagegen an, daß die gezähnte Platte von der Kopfkapselwand gebildet wird, und er nennt sie deshalb Hypostomium. Darin sind ihm viele, aber nicht alle neueren Autoren gefolgt. SARÀ (1951) z. B. nimmt an, daß bei den Psychodidae (bzw. Psychodinae) neben der Kopfkapselwand auch Mentum und Postmentum am Aufbau der gezähnten Platte beteiligt sind. Neuere Untersuchungen der Ontogenese scheinen diese Auffassung auch für andere Dipterenlarven (Simuliidae, Blephariceridae: CRAIG 1967, 1969) zu bestätigen.

Es ist auch nicht ausgeschlossen, daß bei verschiedenen Dipterenlarven und möglicherweise sogar bei verschiedenen Unterfamilien der Psychodidae Kopfkapselwand und proximale Teile des Labiums (insbesondere das „Mentum") in verschiedener Weise am Aufbau der gezähnten Platte beteiligt sind. Ehe diese Fragen geklärt sind, wird sich kaum entscheiden lassen, ob die Trennung des Hypostomiums von der ventralen Kopfkapselwand (Phlebotomoinea) oder seine nahtlose Verschmelzung mit dieser (Psychodinae) bei den Psychodidae als abgeleitet gelten muß.

In der Unterfamiliengruppe Phlebotomoinea muß man so gut wie sicher ein Schwestergruppenverhältnis zwischen den beiden monophyletischen Unterfamilien Bruchomyiinae und Phlebotominae annehmen.

1a. Unterfamilie Bruchomyiinae

Die Bruchomyiinae (oder Nemopalpinae) werden zwar manchmal als die ursprünglichste Unterfamilie der Psychodidae bezeichnet. Sie besitzen aber eine Reihe von abgeleiteten Grundplanmerkmalen, die sie eindeutig als monophyletische Gruppe ausweisen.

13. Mandibeln fehlen auch beim Weibchen

Leider fehlt bisher eine genaue Untersuchung der Mundwerkzeuge, weil die Gruppe offenbar das Blutsaugen aufgegeben hat und daher weit weniger Interesse erweckt hat als die medizinisch wichtigen Phlebotominae.

14. Bau der Maxillen vereinfacht

FAIRCHILD (1952) gibt an, die Maxillen seien „membraneous structures with a ciliate margin quite unfitted for cutting". Leider fehlt eine genauere Beschreibung der Maxillen und ein Vergleich mit den Phlebotominae. Da aber die Reduktion der Mandibeln zweifellos ein abgeleitetes Merkmal ist, das mit der Veränderung der Ernährungsweise zusammenhängt, darf man mit hoher Wahrscheinlichkeit vermuten, daß auch die Maxillen sich aus dem gleichen Grunde verändert haben.

Inwieweit auch andere Veränderungen im Bau der Mundwerkzeuge stattgefunden haben, ist leider unbekannt. Nach FAIRCHILD (1952) fehlen im Cibrium und im Pharynx die bei den Weibchen der Phlebotominae dort vorhandenen Zähne. Man ist geneigt anzunehmen, daß auch diese Strukturen verlorengegangen sind als die Haematophagie aufgegeben wurde. Es ist aber nicht gesagt, daß alle Anpassungen an die Haematophagie, die bei den Phlebotominae vorhanden sind, bereits im Grundplan

der Phlebotomoinea vorhanden waren. Möglicherweise haben sich einige Anpassungsmerkmale erst bei den Phlebotominae entwickelt, und deshalb darf man ihr Fehlen bei den Bruchomyiinae nicht ohne weiteres als abgeleitet ansehen.

15. Beim Weibchen ist nur 1 Spermatheka vorhanden

Da bei allen anderen Unterfamilien der Psychodidae 2 Spermatheken vorhanden sind, muß man diese Zahl auch für den Grundplan der Familie annehmen (s. oben S. 5). Die Reduktion einer dieser beiden Spermatheken darf daher mit großer Sicherheit als apomorphes Merkmal der Bruchomyiinae angesehen werden.

16. Männliche Geschlechtsöffnung einfach

FAIRCHILD (1952) sagt darüber: „In *Nemopalpus* und *Bruchomyia* the actual genital orifice appears to be single, while in *Phlebotomus* there is a pair of tubular filaments." Die beiden Filamente werden bei den Phlebotominae in die beiden Spermathekengänge eingeführt, und ihre Länge entspricht jeweils ungefähr der Länge dieser Spermathekengänge. Da die Reduktion einer Spermatheka mit Sicherheit als abgeleitetes Merkmal der Bruchomyiinae angesehen werden muß (siehe Merkmal 3), kann auch die einfache Genitalöffnung bei dieser Gruppe mit großer Wahrscheinlichkeit als abgeleitetes Merkmal gelten.

FAIRCHILD (1952) weist auch auf einen Unterschied in der Ausbildung der „Parameren" hin, schreibt über die Bruchomyiinae aber: „Whether the structures herein called parameres are really homologous with the parameres of *Phlebotomus* is uncertain; their sclerotized blade like or foliaceous character in *Nemopalpus* is not duplicated in any *Phlebotomus*. It is possible that they are in reality homologous with the basel tuft of the coxite so often developed in *Phlebotomus*."

Mit dieser Annahme würde sich ihr Fehlen bei den altweltlichen, im Bau des Hypopygiums offenbar relativ plesiomorphen *Nemopalpus*-Arten, sowie bei den Gattungen *Bruchomyia* und *Eutonnoiria* gut vertragen. Wahrscheinlich sind die sogenannten „Parameren" einiger Bruchomyiinae Bildungen sui generis, die noch nicht zum Grundplan dieser Unterfamilie gehören.

Ähnlich unsicher ist die Deutung der Larvenmerkmale. Die Larven der Phlebotominae sind jetzt ziemlich gut bekannt. Bei den Bruchomyiinae ist aber bisher nur eine Larve beschrieben. Sie unterscheidet sich nach SATCHELL (1953b) in mehreren, an sich mindestens z. T. zweifellos abgeleiteten, Merkmalen von denen der Phlebotominae: Im 1. Larvenstadium fehlt der Eizahn. Die Antennen sind 1-gliedrig (3-gliedrig bei den Phlebotominae) und nicht vorstehend; jeder Kaudalfortsatz besitzt 4 lange Borsten (statt 2 im Grundplan der Phlebotominae). Ventrale Stummelfüße fehlen, statt dessen sind 2 vorstülpbare anale Stummelfüße vorhanden. Es ist aber nicht sicher, ob diese Larvenmerkmale wirklich zum Grundplan der Bruchomyiinae gehören. Die Gattung *Bruchomyia* ist im Imaginalstadium mindestens in der Zahl der Antennenglieder stärker apomorph als *Nemopalpus*. Es ist möglich, daß ähnliches auch für die Larvenmerkmale gilt.

Die Unterfamilie Bruchomyiinae umfaßt 3 Gattungen: *Nemopalpus*, *Bruchomyia* und *Eutonnoiria*.

Als abgeleitetes Merkmal der Gattung *Nemopalpus* kann bisher nur der verkürzte CuA_2 genannt werden, ein Merkmal, das innerhalb der Psychodidae unabhängig auch bei den Phlebotominae und einigen Trichomyiinae (vor allem *Sycorax*, siehe S. 57) entstanden ist. Bei *Bruchomyia* und *Eutonnoiria* ist CuA_2 noch verhältnismäßig lang. Andererseits aber ist bei diesen beiden Gattungen die Zahl der Fühlerglieder vergrößert. Das ist sehr wahrscheinlich ein synapomorphes Merkmal. Bei

Nemopalpus bestehen die Fühler aus 16 Gliedern (Scapus, Pedicellus und 14 Geißelglieder). Es gibt sehr gute Gründe für die Annahme, daß diese Zahl nicht nur dem Grundplan der Psychodidae, sondern dem der gesamten Dipteren entspricht. *Bruchomyia* (8 Arten in Neotropis) hat 26—31, *Eutonnoiria* (1 Art in Ostafrika) 113 Fühlerglieder. Die beiden Gattungen stimmen auch darin überein, daß der Basistylus nicht in der Horizontalebene liegt, sondern nach dem verlängerten 9. Tergit hin gerichtet ist.

Ich halte diese Struktur des Hypopygiums in Übereinstimmung mit STUCKENBERG (1962) für ein abgeleitetes Merkmal (siehe dazu auch S. 10) und für eine weitere Synapomorphie der Gattungen *Bruchomyia* und *Eutonnoiria*. Man ist dann allerdings (unter der Voraussetzung daß auch die Gattung *Nemopalpus* eine monophyletische Gruppe ist, siehe oben) versucht anzunehmen, daß ein annähernd gleichartig gebautes Hypopygium durch Konvergenz auch bei den neotropischen (und einigen altweltlichen) *Nemopalpus*-Arten entstanden ist.

1 b. Unterfamilie Phlebotominae

Als monophyletische Gruppe sind die Phlebotominae ebensogut begründet wie die Bruchomyiinae. Als konstitutive, abgeleitete Grundplanmerkmale können gelten:

17. Die Analader (1*A*) ist vollständig reduziert

Dieses z. B. von THEODOR (1948) angegebene, zweifellos abgeleitete Merkmal ist auch bei den seither entdeckten, besonders ursprünglichen Gattungen *Hertigia* und *Warileya*, sowie bei den Fossilien aus der Unterkreide (siehe S. 39) vorhanden, sonst aber meines Wissens nur bei den Gattungen *Eophlebotomus* und *Horaiella* (Konvergenz!).

18. Das 9. Abdominaltergit ist in 2 lange Seitenlappen ausgezogen

Verlängerung des 9. Abdominaltergites bzw. seiner Seitenteile oder Anhänge ist bei den Psychodidae mehrmals eingetreten, offenbar im Zusammenhang mit einer Umorientierung der Gonopoden (siehe darüber S. 10 und Merkmal 19). Bei den Phlebotominae ist sie aber in besonderer Weise erfolgt: Die Cerci bleiben hier in ihrer ursprünglichen proximalen Lage und liegen zwischen den lang ausgezogenen Seitenlappen des 9. Tergites.

19. Dististyli nach dem 9. Tergit hin gerichtet, mit charakteristischer Dornengarnitur

Offenbar ist die gleiche Umorientierung der Gonopoden und vor allem der Dististyli bei den Psychodidae mehrfach unabhängig erfolgt. Die Gründe für die Annahme, daß dies bei den Phlebotominae auf eine besondere, für diese Gruppe charakteristische Weise geschah, wurden schon genannt (S. 10). Dasselbe gilt für die sogenannten „Parameren", die wohl ebenfalls als ein abgeleitetes Grundplanmerkmal der Phlebotominae angesehen werden müssen.

Die für den Dististylus der Phlebotominae so charakteristischen Dornen kommen bei keiner anderen Gruppe vor. Ich stimme mit THEODOR (z. B. 1965) darin überein, daß dem Grundplan der Phlebotominae 5 solche Dornen zugeschrieben werden müssen.

20. Spermapumpe nicht mehr fest mit dem Aedeagus verbunden

Sie ist nach vorn verschoben und mit dem Aedeagus nur durch den Ductus ejaculatorius verbunden. Bei den Bruchomyiinae (Abbildungen bei FAIRCHILD 1952 und STUCKENBERG 1962) ist dagegen, wie bei den übrigen Psychodidae, die Spermapumpe mit dem Aedeagus noch fest verbunden.

Untergliederung der Phlebotominae

Bisher sind etwa 400 Arten bekannt, von denen etwa 250 (nach THEODOR 1965) in Amerika (mit wenigen Ausnahmen in der neotropischen Region) und etwa 150 in den altweltlichen Regionen verbreitet sind.

FAIRCHILD (1955) faßt nahezu alle neu- und altweltlichen Arten in der einen Gattung *Phlebotomus* zusammen, von der er nur die beiden sehr artenarmen neotropischen Gattungen *Hertigia* und *Warileya* abtrennt. Tatsächlich scheinen die von ihm unter dem Namen *Phlebotomus* zusammengefaßten Arten innerhalb der Phlebotominae eine engere monophyletische Gruppe zu bilden, zu der die Gattungen *Hertigia* und *Warileya* nicht gehören.

Die Aufteilung der „Gattung *Phletotomus* sensu FAIRCHILD" in je 2 altweltliche (*Phlebotomus* und *Sergentomyia*) und neuweltliche (*Brumptomyia, Lutzomyia*) Gattungen, wie sie z. B. THEODOR (1965 u. a.) vornimmt, verzichtet in einer für die weitere Untersuchung bestimmter Probleme nachteiligen Weise darauf, diese Erkenntnis klar zum Ausdruck zu bringen.

Im phylogenetischen System müssen die „Gattungen *Phlebotomus, Sergentomyia, Brumptomyia* und *Lutzomyia* sensu THEODOR" wieder in einer übergeordneten Einheit zusammengefaßt werden, die denselben Umfang hat wie die „Gattung *Phlebotomus* sensu FAIRCHILD." Ich nenne diese Gruppe im folgenden „Phlebotominae s. str."

Was zunächst diese „Phlebotominae s. str." anbelangt, so drängt sich vor allem die Frage auf, ob die heute durch eine weite Verbreitungslücke getrennten Arten- bzw. Gattungsgruppen (alt- bzw. neuweltliche Gruppe) vielleicht als monophyletische Schwestergruppen anzusehen sind, oder ob wenigstens für eine von beiden Monophylie wahrscheinlich gemacht werden kann. Die Beantwortung der Frage ist außerordentlich schwierig. Sie wäre an die Voraussetzung geknüpft, daß wir bei einer Reihe von Merkmalen mit Sicherheit die Richtung der phylogenetischen Entwicklung, von plesiomorphen zu apomorphen Transformationsstufen feststellen können. THEODOR (1965) hat zwar für einige Merkmalsreihen (z. B. die Spermatheken der Weibchen; die Bedornung des Dististylus im Hypopygium der Männchen) die Richtung des Entwicklungsganges wahrscheinlich machen können. In allen Fällen handelt es sich um recht bescheidene, quantitative Unterschiede, bei denen häufige Konvergenzen wahrscheinlich und bei denen auch Rückläufigkeiten der Entwicklung nicht auszuschließen sind. Die Untersuchung weiterer Merkmale scheitert zur Zeit auch daran, daß von zahlreichen (vor allem neotropischen) Arten nur Männchen bekannt sind, und daß nur an sehr wenigen Orten in der Welt, und ausreichend wohl an keiner Stelle, das notwendige umfangreiche Vergleichsmaterial zur Verfügung steht, das man für solche Untersuchungen braucht.

FAIRCHILD (1955) und offenbar nach ihm ABONNENC & MINTER (1965) unterscheiden die altweltlichen und neuweltlichen Arten nach einem einfachen Merkmal: Bei diesen soll am Ober- und Unterrande des Anepisternums je eine Gruppe langer dünner Borsten vorhanden sein. Bei den altweltlichen Arten sollen beide Borstengruppen fehlen. Aber nach THEODOR (1965) ist auch bei der altweltlichen Gattung *Phlebotomus* (im engeren Sinne) eine solche Borstengruppe vorhanden, während bei wenigen Arten der ebenfalls altweltlichen Gattung *Sergentomyia* sogar beide Borstengruppen vorkommen. Das Merkmal ist also mindestens zur Zeit für die phylogenetische Systematik nicht brauchbar.

THEODOR (1965) betrachtet den Bau und insbesondere die Bewaffnung des Cibariums als „central character" bei der „Klassifikation" der Phlebotominae, ohne genau zu sagen, was er damit meint. Er scheint die distale Vorwölbung der Dorsal-

wand des Cibariums die (nach THEODOR) bei allen amerikanischen Arten der Phlebotominae s. str., niemals aber bei den altweltlichen Arten auftritt, als abgeleitetes Merkmal der neuweltlichen Artengruppe (Gattungen *Brumptomyia* und *Lutzomyia* im Sinne THEODORS) anzusehen. Die neuweltliche Artengruppe wäre dann als monophyletisch anzusehen, eine Annahme, die aus der Zerlegung in 2 Gattungen (ohne daß diese unter einem gemeinsamen Namen in einer höheren Einheit zusammengefaßt werden) nicht ersichtlich wird. Auch THEODOR (1965) scheint das anzunehmen: „All American sandflies seem to have a common origin as indicated by the distinctive morphology of the cibarium with its posterior bulge, a feature absent in all old world sandflies."

Wenn die hintere Vorwölbung („posterior bulge") der dorsalen Cibarialwand wirklich ein abgeleitetes Grundplanmerkmal der amerikanischen Phlebotominae s. str. (= *Brumptomyia* und *Lutzomyia*) ist, dann muß das Fehlen dieses Merkmals bei der altweltlichen Artengruppe (Gattungen *Phlebotomus* und *Sergentomyia* sensu THEODOR) als plesiomorph angesehen werden, und die Annahme von der Monophylie der altweltlichen Gruppe kann mit Hilfe dieses Merkmales nicht begründet werden. Bisher kann auch kein anderes Merkmal zur Begründung dieser Annahme genannt werden. Andererseits gibt es bis jetzt auch keinen Anhaltspunkt dafür, daß eine engere altweltliche Artengruppe mit der neuweltlichen Gruppe näher verwandt sein könnte als andere.

THEODOR (1948, 1958) klassifiziert die altweltliche Artengruppe der Phlebotominae s. str. in 2 Gattungen: *Phlebotomus* und *Sergentomyia*. Hervorgehoben zu werden verdient die Tatsache, daß diese Einteilung und im wesentlichen auch die Begründung der Auffassung von PARROT (1934) entspricht, der beide Gruppen als Subgenera von *Phlebotomus* bezeichnete und anstelle des Namens *Sergentomyia* den Namen *Prophlebotomus* gebraucht. Es gibt einige Gründe, die dafür sprechen, daß es sich dabei wirklich um 2 monophyletische Gruppe handeln könnte.

Von den Merkmalen, die THEODOR in der Diagnose der „Gattung *Sergentomyia*" nennt, könnten vielleicht die folgenden als apomorph angesehen werden:

(1) Dististylus beim ♂ nur mit 4 starken Dornen; 5. zu schwacher Borste reduziert.

Ich halte die von THEODOR (1965 u. a.) vertretene Annahme für richtig, daß zum Grundplan der Phlebotominae ein Dististylus mit etwa 5 gleichkräftigen Dornen gehört, von denen 2 wie beim Subgenus *Laroussius* der Gattung *Phlebotomus* (sensu THEODOR) terminal gestellt sind, während die 3 anderen über die Mitte verteilt sind. Reduktionen einzelner Dornen und Verschiebung ihrer Stellung ist offenbar in vielen engeren Verwandtschaftsgruppen mehrfach unabhängig eingetreten, in ganz vereinzelten Fällen auch das Auftreten „überzähliger" Dornen.

Bei *Sergentomyia* scheint die Veränderung in charakteristischer Weise erfolgt zu sein (Abb. 16): 4 Dornen sind am Ende des Dististylus in annähernd terminaler Stellung zusammengedrängt. Wo das nicht der Fall ist, dürften durch Vergrößerung von Borstenhöckern oder Reduktion einiger terminaler Dornen aus diesem Grundplan entstandene sekundäre Abweichungen vorliegen. Der 5. in der Mitte der Innenseite des Dististylus verbliebene Dorn ist zu einem dünnen und kurzen borstenförmigen Haar reduziert. Diese Deutung wird gestützt durch 3 Arten, die THEODOR & MESGHALI (1964) in einer Untergattung „*Parvidens*" zusammenfassen. Hier sind 4 terminale und subterminale Dornen vorhanden, der 5., in der Mitte des Dististylus, ist aber ebenfalls lang und kräftig. „This may be considered as the primitive condition from which the arrangement with 4 large and 1 small ventral seta has developed" (THEODOR & MESGHALI 1964). Es ist von besonderem Interesse, daß bei *Parvidens* und anscheinend nur hier auf der Pleura 2 Borstengruppen vorhanden sind. Da *Parvidens* hierin mit den neuweltlichen Arten übereinstimmt, ist man geneigt, die beiden pleuralen Borstengruppen dem Grundplan der Phlebotominae s. str. zuzuschreiben. Man müßte dann annehmen, daß beide (als Sym-

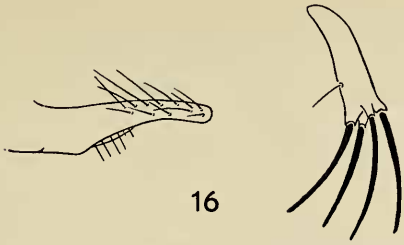


Abb. 16: „Paramere" (links) und Dististylus (rechts) von *Sergentomyia minuta* Rondani; nach THEODOR 1958. Vergleiche dazu die Abbildungen 57—60.

plesiomorphie) bei der neuweltlichen Artengruppe (*Lutzomyia* und *Brumptomyia*) und in der Alten Welt bei den 3 Arten der *Sergentomyia*-Gruppe *Parvidens* erhalten geblieben sind. Bei den übrigen *Sergentomyia*-Arten wären beide Borstengruppen und bei der altweltlichen „Gattung *Phlebotomus* sensu THEODOR" die dorsale Gruppe reduziert worden.

(2) Liegende Behaarung der Abdominaltergite

Die Stellung der dorsalen Abdominalbehaarung hat in den älteren Versuchen zur Klassifizierung der Phlebotominae eine große Rolle gespielt. Nach ABONNENC & MINTER (1965) und THEODOR (1958) läßt sich auch dann, wenn die Haare selbst fehlen, wie das oft in mikroskopischen Präparaten der Fall ist, an der Form der Narben erkennen, ob aufrechte oder liegende Haare vorhanden waren. Für die altweltliche Gattung *Phlebotomus* sensu THEODOR wird angegeben „Haare am Hinterrande der Abdominaltergite 2—6 aufrecht stehend" (THEODOR 1958) bzw. eindeutiger „Hairs on abdominal tergites all erect" (THEODOR 1948), bei *Sergentomyia* dagegen: „Haare auf den Abdominaltergiten 2—6 entweder alle anliegend oder einige wenige am Hinterrande aufrechtstehend" (THEODOR 1958). Das ist ein recht markanter Unterschied und man muß annehmen, daß im Grundplan der Phlebotominae entweder die eine oder die andere Alternative verwirklicht war.

Um diese Frage zu entscheiden, wäre es wichtig zu wissen, wie die Stellung der Haare bei der südamerikanischen Gruppe (*Lutzomyia* und *Brumptomyia*) ist. THEODOR (1965, 1948) erwähnt dieses Merkmal überhaupt nicht, und bei den Versuchen zur Klassifizierung der neuweltlichen Arten hat es, im Gegensatz zu den altweltlichen Arten, offenbar nie eine Rolle gespielt. FAIRCHILD (1955) gibt nur bei seinem „Subgenus *Psychodopygus*" an: „Abdominal setae often in part scale-like and recumbent." Vielleicht darf man daraus schließen, daß bei den übrigen amerikanischen Arten die Behaarung der Abdominaltergite aufrecht steht. Mindestens bei einigen ist das tatsächlich der Fall (MANGABEIRA & GALINDO 1944 für die *vexator*-Gruppe: „Abdomen with erect bristles"). Von den Bruchomyiinae stehen mir nur einige Exemplare von *Nemopalpus* aus dem Baltischen Bernstein zur Verfügung. Mindestens bei einem Tier ist deutlich zu erkennen, daß die Haare der Abdominaltergite von deutlichen Ringen umgeben sind, die genau so aussehen, wie die Narben, die ABONNENC & MINTER (1965) als charakteristisch für die aufrechten Haare der Phlebotominae zeichnen. Schließlich geben LEWIS & MESGHALI (1961) für die Art *iranicus* (beim ♀) an: „Abdominal tergites with large hair-scars". Die Art gehört nach THEODOR & MESGHALI (1964) zusammen mit 2 anderen in das Subgenus *Parvidens*, das möglicherweise als Schwestergruppe der übrigen *Sergentomyia*-Arten anzusehen ist (relativ plesiomorph ist die kräftige Ausbildung der 5. Borste auf dem Dististylus der Männchen; das Vorkommen von 2 Gruppen von Anepisternalborsten und offenbar auch die Papillenformel der Antennen: 1/3—5 beim ♂).

Aus alledem möchte man schließen, daß aufrecht stehende Haare mit deutlichen Ringsockeln auf den Abdominaltergiten als relativ plesiomorphes Merkmal zum Grundplan der Phlebotominae gehören, und daß die liegenden Haare der *Sergentomyia*-Arten (mit Ausnahme des Subgenus *Parvidens*?) als abgeleitet anzusehen sind. Auf jeden Fall wird man den Besatz des Abdomens mit ausschließlich aufrecht stehenden Haaren nicht als abgeleitetes (und daher für die Monophylie der Gruppe sprechendes) Merkmal der altweltlichen Gattung *Phlebotomus* sensu THEODOR ansehen dürfen.

Es ist durchaus möglich, daß sich bei *Sergentomyia* noch andere abgeleitete Grundplanmerkmale finden lassen werden. THEODOR (1958) gibt z. B. an, daß (mit wenigen Ausnahmen) bei *Sergentomyia* Papillen nur auf dem 3.—4. Fühlerglied vorhanden sind (auf dem 3.—5. Fühlerglied bei *Phlebotomus*), und daß hier das Männchen meist nur 1 Askoid auf dem 3.—15. Fühlerglied besitzt (2 Askoide beim

Weibchen und in beiden Geschlechtern bei *Phlebotomus*). Die leidige Gewohnheit, abweichende Zustände nur beiläufig als „Ausnahmen" zu bezeichnen ohne genau anzugeben, wie diese aussehen, läßt leider nicht erkennen, ob man die Abweichungen vom „Normalfall" als Träger noch stärker abgeleiteter oder noch relativ plesiomorpher Ausprägungsformen der betreffenden Merkmale anzusehen hat.

Auch die Form der Flügel (meist schmal und lanzettförmig nach THEODOR 1958) scheint bei *Sergentomyia* abgeleitet zu sein. Es ist aber unsicher, inwieweit das schon für den Grundplan der Gattung gilt.

Für die Monophylie der altweltlichen Gattung *Phlebotomus* (sensu THEODOR) könnten die folgenden Merkmale sprechen:

(1) Reduktion der Cibarialbewaffnung

Wie im Grundplan der Dipteren so sind auch bei den Psychodidae vor dem Oesophagus 2 durch einen Sphinktermuskel getrennte Saugpumpen hintereinander geschaltet, deren Funktion sicherlich nicht wesentlich von derjenigen abweicht, die SCHIEMENZ (1957) bei Culicidae beschrieben hat.

Der Pharynxboden trägt bei allen Phlebotominae (auch bei den Gattungen *Hertigia* und *Warileya*) „in seinem basalen Teil Gruppen von Zähnen oder Dornen, deren Anordnung, Form und Größe je nach der Art verschieden ist . . ." (THEODOR 1958).

Bei der altweltlichenGattung *Sergentomyia* und bei der neuweltlichen Gruppe der Phlebotominae s. str. (*Lutzomyia* und *Brumptomyia*) sind auch am Boden des Cibariums eine oder mehrere Zahnreihen entwickelt. Diese sind bei der altweltlichen Gattung *Phlebotomus* sensu THEODOR entweder rudimentär oder sie fehlen ganz (THEODOR 1958).

Diese Zahnbewaffnung ist bei anderen Unterfamilien der Psychodidae bisher nicht gefunden worden (siehe THEODOR 1948). „Although their exact function is not clear, it seems probable that they have developed in connection with the habit of blood-sucking." (THEODOR 1948). Wenn auch die Mandibeln ein plesiomorphes Merkmal der Phlebotominae sind, das im Grundplan der Psychodidae vorhanden gewesen sein muß, so ist es doch wahrscheinlich, daß im Zusammenhang mit der Haematophagie sich bei dieser Gruppe auch abgeleitete Anpassungsmerkmale entwickelt haben. Ein solches Merkmal könnte die Dornenbewaffnung der beiden Saugpumpen sein. Zwar sind aus dem Pharynx anderer Dipteren, namentlich im Larvenstadium, verschiedenartig gebaute Reusen- und Filterapparate bekannt. Um solche kann es sich aber bei der Dornenbewaffnung der imaginalen Phlebotominae schwerlich handeln. Die Längsschnitte durch die Cibarialpumpe bei THEODOR (1965, Fig. 1, 2) legen den Gedanken nahe, daß die kräftigen, vertikalen Zahnreihen eine Einrichtung darstellen, mit deren Hilfe die Zellwände der geformten Elemente des Blutes, insbesondere der Erythrocyten, aufgebrochen werden können. Die nach rückwärts (zum Pharynx hin) gerichteten Zähne stellen, zusammen mit der Dorsalwand, vielleicht ein Ventil vor, das den Rückfluß des Blutes verhindert, wobei die geformten Elemente durch die Zähne zurückgehalten werden. Eine ähnliche Aufgabe könnte auch die Bewaffnung des hinteren Pharynxabschnittes haben. Wenn das zutrifft, dann müßte die Reduktion der Cibarial-, und wohl auch Pharyngealbewaffnung bei der altweltlichen „Gattung *Phlebotomus* sensu THEODOR" und bei einigen anderen Arten (z. B. der neuweltlichen Gattung *Brumptomyia*) mit einer veränderten Auswahl der Blutspender zusammenhängen. Die von THEODOR veröffentlichten Längsschnitte vermitteln den Eindruck, daß bei den Formen mit reduzierter Cibarialbewaffnung (*Phlebotomus papatasii*: THEODOR 1958, Textfig. 6, *Brumptomyia* spec.: THEODOR 1965, Fig. 1) auch die Wände der Cibarialpumpe viel schwächer sind als bei Formen mit starker Bewaffnung (*Lutzomyia intermedia*: THEODOR 1965, Fig. 2). Sie könnten einen weit weniger wirksamen Mechanismus zur Aufbereitung von Erythrocyten darstellen.

Über die Wirtswahl schreibt THEODOR (1958): „Die meisten Arten des Genus *Phlebotomus* saugen Blut an Warmblütlern. Die meisten Arten des Genus *Sergentomyia* stechen Reptilien und nur wenige Arten stechen Warmblüter." Unter den warmblütigen Blutspendern der Gattung *Phlebotomus* (sensu THEODOR) sind wahrscheinlich vor allem Säugetiere gemeint; denn bei THEODOR (1948) heißt es: „The genus *Phlebotomus* contains nearly all the species that feed on man and mammals and all those that are implicated in the transmission of disease." Über die Gattung *Sergentomyia* heißt es hier: „Only a few species of this genus are known to bite man (*S. schwetzi*, *S. africana* and *S. babu*) and some are known to feed on birds and reptiles."

Nun unterscheiden sich die Säugetiere von den Reptilien und Vögeln durch ihre sehr kleinen, kernlosen Erythrocyten. Es könnte also sein, daß die Reduktion der Cibarialbewaffnung bei der alt-

weltlichen Gattung Phlebotomus (sensu THEODOR) damit zusammenhängt, daß diese Gruppe sich auf Säugetiere spezialisiert hat. Die Cibarialbewaffnung könnte sich deshalb zurückgebildet haben, weil die Aufbereitung der sehr kleinen, kernlosen Erythrocyten dieser Blutspender nicht nötig oder möglich ist. Nicht unwahrscheinlich ist die Annahme, daß die Blutspender der ursprünglichen Phlebotominae vor der unteren Kreidezeit nicht Säugetiere, sondern „Reptilien" mit großen kernhaltigen Erythrocyten waren. Sicherlich ist die Anpassung an Säugetierwirte im Laufe der Zeit mehrmals unabhängig in verschiedenen engeren Teilgruppen der alten und neuen Welt erfolgt. Leider wissen wir über die Blutspender der einzelnen Arten bisher nur recht wenig. Es ist zwar versucht worden, durch Praezipitintests die Herkunft des Blutes im Darm der Weibchen zu bestimmen. Dabei haben aber natürlich die medizinisch wichtigen Arten im Mittelpunkt des Interesses gestanden. Man wird annehmen dürfen, daß Blutsaugen an Säugetieren bei Arten, deren gewöhnliche Wirte Reptilien oder Vögel sind, durchaus möglich ist, während bei Arten, die im Bau ihrer Cibarialpumpe an Säugetierblut mit sehr kleinen Erythrocyten angepaßt sind, eine Rückkehr auf Reptilienwirte weniger leicht möglich erscheint.

Auf Grund dieser Überlegungen scheint mir die Annahme, daß die Reduktion der Cibarialpumpen-Bewaffnung bei der altweltlichen Gattung *Phlebotomus* (sensu THEODOR) ein apomorphes Merkmal ist, das als Anpassung an die ausschließliche Aufnahme von Säugetierblut entstanden ist, durchaus plausibel. Durch zielbewußte Untersuchungen (Fixierung während der Blutaufnahme, Untersuchung des Zustandes der Erythrocyten in verschiedenen Teilen des Nahrungskanales; vergleichende Untersuchungen an Arten mit starker Cibarialbewaffnung nach Aufnahme von Reptilienblut und an Arten mit reduzierter Bewaffnung nach Aufnahme von Säugetierblut) müßte sich diese Arbeitshypothese sicher entweder bestätigen oder widerlegen lassen.

(2) Gegliederte Spermatheka

Die Spermatheken der Phlebotominae (bzw. der Phlebotominae s. str.) sind „am Ende von einer Drüse umhüllt". „Die Drüsenzellen sezernieren durch intrazelluläre, chitinige Kanälchen in das Lumen der Spermatheken ... Alle Kanälchen münden an einem Punkt in die Spermatheke, meist auf einem Vorsprung, so daß in Präparaten das Bild einer apikalen Bürste entsteht" (THEODOR 1958). „The apical part of the spermatheca was found to be surrounded by a layer of longitudinal muscles in a number of species of which suitable material was available" (THEODOR 1965).

Leider sind die Spermatheken bei anderen Psychodidae und bei verwandten Familien nicht mit der gleichen Sorgfalt untersucht worden. Es ist aber möglich, daß die sklerotisierten Ausfuhrkanälchen der apikalen Drüsenzellen und vielleicht diese selbst, ein apomorphes Merkmal der Phlebotominae sind. denn die von THEODOR erwähnte bürstenartige Struktur ist auf den Abbildungen, die STUCKENBERG (1962) von den Spermatheken einiger *Nemopalpus*-Arten (Bruchomyiinae) gibt, nicht zu erkennen. Über die Muskulatur ist bei anderen Gruppen überhaupt nichts bekannt, da hier nur Mazerationspräparate untersucht wurden.

Die Entwicklung der Spermatheken innerhalb der Phlebotominae s. str. hat THEODOR (1965) ausführlich diskutiert. Er nimmt an, daß die Arten, bei denen die Spermatheken weite, ungegliederte, membranöse Säcke darstellen, im wesentlichen den ursprünglichen Zustand bewahrt haben. Diese Annahme wird unterstützt dadurch, daß auch bei *Nemopalpus*-Arten (Bruchomyiinae) die Spermatheken in dieser Form vorhanden sind (STUCKENBERG 1962) und ähnlich auch bei *Hertigia hertigi* Fairchild und *Warileya nigrosacculus* Fairchild & Hertig.

Die bei vielen Arten zu beobachtende Gliederung der stärker sklerotisierten Spermatheken wäre nach THEODOR abgeleitet:

„Contraction of the muscles causes the membranous tubes to form irregular, non permanent folds ... Development of segmentation thus seems to be a direct result of the action of these muscles on the membranous tube, the folds becoming permanent and at first irregular crinkling then regular segmentation results."

Die Sklerotisierung der Wände wäre nach THEODOR ein unabhängiger Vorgang und ungegliederte Kapseln mit sklerotisierten Wänden sind dadurch entstanden, daß der Sklerotisierungsvorgang zu früh einsetzte. Die Entstehung unregelmäßig oder regelmäßig gegliederter Spermatheken ist nach THEODOR bei verschiedenen Gruppen innerhalb der Gattung *Sergentomyia* und bei der amerikanischen Verwandtschaftsgruppe (*Brumptomyia* und *Lutzomyia*) der Phlebotominae s. str., dazu anscheinend auch bei *Warileya rotundipennis* Fairchild & Hertig unabhängig erfolgt.

Bei der altweltlichen Gattung *Phlebotomus* (sensu THEODOR) wird angegeben „Spermathecae segmented or incompletely segmented" (THEODOR 1948). Wenn THEODORs Vorstellungen richtig sind,

dann muß man sklerotisierte und (wenn auch unregelmäßig) gegliederte Spermatheken als abgeleitetes Merkmal dem Grundplan der „Gattung" zuschreiben. Da ähnliche Spermatheken anscheinend auch sonst bei den Phlebotominae unabhängig entstanden sind, genügt das Merkmal für sich genommen nicht, um die Annahme von der Monophylie der Gattung zu beweisen. Es kann sie aber im Verein mit den anderen genannten Merkmalen stützen.

Die vorstehend besprochenen Artengruppen (Gattungen nach verschiedenen Autoren, Untergattungen nach FAIRCHILD 1955) bilden zusammen wahrscheinlich eine monophyletische Gruppe (Phlebotominae s. str.), die sich durch die Verschiebung des Ursprungs von R_{2+3} in Richtung nach der Flügelspitze und die Zuspitzung der Flügel auszeichnet (Abb. 9).

Seit 1948 sind aus der neotropischen Region 4 Arten beschrieben worden, die mindestens in diesen Flügelmerkmalen ursprünglicher zu sein scheinen als die Phlebotominae s. str. Bei *Hertigia hertigi* Fairchild entspringt R_{2+3} wie bei den Bruchomyiinae und wie es offenbar dem Grundplan der Psychodidae und der gesamten Dipteren entspricht, vor der r-m-Querader (*ta*) und vor dem Gabelungspunkt von R_4 und R_5 (Abb. 7). FAIRCHILD (1949) bezeichnet die Art deshalb als „the most primitive member of the subfamily so far discovered." Bei den 3 Arten der Gattung *Warileya* ist der Ursprung von R_{2+3} etwas weiter distal verschoben (Abb. 8). Der Flügel von *W. rotundipennis* zeigt, nach der Abbildung von FAIRCHILD & HERTIG (1951) zu urteilen, in diesem Merkmal kaum einen Unterschied gegenüber dem Flügel anderer Arten der Phlebotominae s. str. Nach FAIRCHILD (1955) wäre deshalb die Gattung *Warileya* näher mit den Phlebotominae s. str. (= Gattung *Phlebotomus* sensu FAIRCHILD) verwandt als *Hertigia* (siehe dazu Abb. 1).

Ein weiteres Merkmal, in dem *Hertigia* möglicherweise ursprünglicher sein könnte als *Warileya* und die Phlebotominae s. str. sind die kurzen Seitenlappen des 9. Tergites. Sie sind bei *Hertigia* kürzer, bei *Warileya* und bei den Phlebotominae s. str. aber länger als die Cerci. Da diese Seitenlappen des 9. Tergites bei den Bruchomyiinae wie bei allen anderen Psychodidae fehlen, wäre es durchaus möglich, ihre Kürze bei *Hertigia* als relativ ursprüngliches Merkmal zu deuten. Die Möglichkeit, daß sie hier sekundär reduziert wurden, läßt sich nicht ausschließen.

Meiner Ansicht nach läßt sich bis jetzt die Möglichkeit nicht ausschließen, daß die 4 z. Zt. auf die Gattungen *Hertigia* und *Warileya* verteilten Arten zusammen eine monophyletische Gruppe bilden. Für eine solche Annahme könnten die folgenden Gründe sprechen:

(1) Die Reduktion der Dornen auf dem Dististylus des männlichen Hypopygiums

THEODOR vertritt mit guten Gründen die Meinung (siehe oben S. 22), daß im Grundplan der Phlebotomen 5 Dornen aus dem Stylus anzunehmen sind. Auch bei den Fossilien aus der Unterkreide (S. 39) sind 5 Dornen vorhanden. Bei *Warileya rotundipennis* sind 4 kräftige Dornen und 1 schwache Borste vorhanden, bei *Warileya phlebotomanica* 2 kräftige Dornen und 2 oder 3 feine Haare, bei *Hertigia* 3 kräftige Dornen. Von *Warileya nigrosacculus* sind nur Weibchen bekannt. Man könnte danach annehmen, daß in der Gruppe *Hertigia-Warileya* wie bei so vielen anderen Phlebotominae eine Reduktion der ursprünglich 5 Dornen stattgefunden hat. *Warileya rotundipennis* stünde dann am Anfang dieses Reduktionsvorganges, während *Hertigia hertigi* und *Warileya phlebotomanica* 2 verschiedene (vorläufige) Endstufen darstellen.

(2) Fehlen der Cibarialbewaffnung

Darin unterscheiden sich *Hertigia* und *Warileya* von allen amerikanischen Phlebotominae s. str. Auch hier könnte es sich um ein ursprüngliches Merkmal handeln, selbst dann, wenn wir die Re-

duktion der Cibarialbewaffnung bei einigen altweltlichen Arten (Gattung *Phlebotomus* sensu THEODOR, S. 24—25) als apomorph deuten müßten. Aber ebensogut ist es möglich, daß auch bei *Hertigia Warileya* die Cibarialbewaffnung sekundär reduziert wurde. Bei *Warileya rotundipennis*, also derjenigen Art, die auch in der Dornenbewaffnung des männlichen Dististylus am ursprünglichsten zu sein scheint, sind im Cibarium feine Dörnchen vorhanden (FAIRCHILD & HERTIG 1951).

Leider ist der Bau des Cibariums bei den Gattungen *Hertigia* und *Warileya* bisher nicht genau untersucht worden. Es ist daher nicht bekannt, ob hier die für die neuweltlichen Phlebotominae s. str. (Gattungen *Brumptomyia* und *Lutzomyia*) nach THEODOR (1965) so charakteristische Vorwölbung der Dorsalwand vorhanden ist oder nicht.

(3) Pleural- (Anepisternal-) haare fehlen

Auch in diesem Merkmal unterscheiden sich die Gattungen *Warileya* und *Hertigia* von allen neuweltlichen Phlebotominae s. str. Die Deutung des Merkmales ist ebensowenig möglich, wie die Deutung des Fehlens der Cibarialbewaffnung. Es kann sich um ein plesiomorphes, ebenso gut aber um ein apomorphes Merkmal handeln wie bei den meisten Arten der altweltlichen Gattung *Sergentomyia*.

Wohl alle Arten der Gattungen *Hertigia* und *Warileya* besitzen auch autapomorphe Merkmale: Bei *Hertigia hertigi* sind die „antennae quite evenly beset with slender, striate scales" (FAIRCHILD 1955), bei *Warileya phlebotomanica* sind die Basistyli (Coxite) des Männchens mit enorm entwickelten Haarbüscheln besetzt, bei einer Art von *Warileya* sind die Abdominalhaare nicht aufrecht wie bei den anderen, sondern z. T. liegend, und viel von ihnen sind schuppenförmig (FAIRCHILD & HERTIG 1951).

Wenn sich die zunächst nur als Möglichkeit zu bewertende Hypothese bestätigen sollte, daß die Gattungen *Hertigia-Warileya* zusammen eine monophyletische Gruppe bilden, dann müßte die Verschiebung des Ursprungs von R_{2+3} in Richtung nach der Flügelspitze in dieser Gruppe und bei den Phlebotominae s. str. unabhängig erfolgt sein. Eine andere Möglichkeit bestünde in der Annahme, daß der Ursprung von R_{2+3} proximal der Gabelung R_4/R_5 bei *Hertigia* gar kein ursprüngliches Merkmal, sondern sekundär (d. h. in Wirklichkeit apomorph) ist: Wenn die weiter oben (S. 7—9) vorgeführten Überlegungen über die phylogenetische Entwicklung der Flügel bei den Psychodidae in den Grundzügen richtig sind, dann muß man annehmen, daß bei den Phlebotominae zunächst eine Verbreiterung und Abrundung der distalen Flügelhälfte stattgefunden hat, die (ähnlich wie bei den Trichomyiinae) mit einer Verschiebung des Ursprunges von R_{2+3} in Richtung nach der Flügelspitze verbunden war. Erst später hätte dann, vielleicht in Verbindung mit einer Verlängerung der Randbehaarung wieder eine Verschmälerung und Zuspitzung der distalen Flügelhälfte eingesetzt. Wenn dann die Distalverschiebung von R_{2+3} so weit fortgeschritten war wie bei den *Phlebotominae* s. str., konnte sie nicht rückgängig gemacht werden. Wenn aber die Verschmälerung der distalen Flügelhälfte einsetzte, ehe noch die Distalverschiebung von R_{2+3} weiter fortgeschritten war als bei *Warileya*, dann scheint mir eine Rückverschiebung des Ursprunges von R_{2+3} in Richtung nach der Flügelspitze durchaus im Bereich des Denkmöglichen zu liegen.

Eine Entscheidung ist z. Zt. nicht möglich, und auch ich möchte es noch immer mit FAIRCHILD (1955) für wahrscheinlich halten, daß die Flügel von *Hertigia-Warileya*-Phlebotominae s. str. Entwicklungsstufen darstellen, die in d i e s e r Richtung aufeinander gefolgt sind. Bei der großen Bedeutung, die den Gattungen *Hertigia* und *Warileya* bei der Beurteilung der Fossilien aus der Unterkreide zukommt, halte ich es aber für wichtig zu betonen, daß die Verwandtschaftsbeziehungen der genannten Gattungen noch nicht hinreichend sicher geklärt sind. Weitere gründliche Unter-

suchungen sind notwendig, ehe die Frage beantwortet werden kann, ob man mit FAIRCHILD (1955; siehe auch Abb. 1) ein Schwestergruppenverhältnis zwischen *Hertigia* und *Warileya* + Phlebotominae s. str. (und dann ein engeres Schwestergruppenverhältnis zwischen diesen beiden) annehmen darf, oder ob es wahrscheinlicher ist, daß als Schwestergruppen die Gattungen *Hertigia* + *Warileya* einerseits und die Phlebotominae s. str. andererseits gelten müssen.

Aus den vorstehenden Überlegungen lassen sich die folgenden für die Beurteilung der Fossilien wichtigen Ergebnisse formulieren:

1. Eine monophyletische Gruppe sind wahrscheinlich die Phlebotominae s. str. (= Gattung *Phlebotomus* sensu FAIRCHILD 1955). Etwa 400 rezente Arten.
2. Die Frage, ob die beiden Gattungen *Hertigia* + *Warileya* gemeinsam als Schwestergruppe der Phlebotominae s. str. anzusehen sind, oder ob *Warileya* mit diesen näher verwandt ist als *Hertigia*, läßt sich bisher nicht mit Sicherheit beantworten. Deshalb bleibt auch die Beurteilung von *Phlebotomites* unsicher.
3. Bei den Phlebotominae s. str. sind wahrscheinlich 3 monophyletische Gruppen zu unterscheiden: die altweltlichen Gattungen *Phlebotomus* (sensu THEODOR) und *Sergentomyia* (Zugehörigkeit der 3 Arten des „Subgenus *Parvidens*" zu dieser Gattung aber noch fraglich) sowie die neuweltliche Gattungsgruppe (*Brumptomyia-Lutzomyia*).
4. Die zwischen diesen 3 Gruppen bestehenden Verwandtschaftsbeziehungen sind noch ungeklärt. Die naheliegende Annahme, daß zwischen den altweltlichen (Gattungen *Phlebotomus, Sergentomyia*) und den neuweltlichen (Gattungen *Brumptomyia, Lutzomyia*) Phlebotominae s. str. ein Schwestergruppenverhältnis besteht, kann mit morphologischen Merkmalen bisher nicht begründet werden.

2. Unterfamilie Trichomyiinae
(Monophylie und Verwandtschaftsbeziehungen)

In die Unterfamilie Trichomyiinae werden zur Zeit meist die 3 rezenten Gattungen *Horaiella, Sycorax* und *Trichomyia* gestellt. Jede dieser 3 Gattungen ist durch apomorphe Grundplanmerkmale als monophyletische Einheit gut begründet. Aber ihre Verwandtschaftsbeziehungen zueinander und zu den anderen monophyletischen Teilgruppen der Psychodidae (Phlebotomoinea, Psychodinae) sind ungeklärt.

QUATE (1955) meint, die Trichomyiinae seien „more closely related to the Bruchomyiinae and Phlebotominae", und ähnlich äußern sich andere Autoren. Aber alle angegebenen Übereinstimmungen sind Symplesiomorphien.

Bisher lassen sich auch keine sicheren synapomorphen Übereinstimmungen mit den Psychodinae angeben. Es gibt aber einige wenige Merkmale, die vielleicht auf eine nähere Verwandtschaft mit dieser Gruppe hindeuten.

21. ? Verkürzung der Fühler

Bei den Phlebotomoinea (Abb. 51) sind die Fühler lang, die einzelnen Geißelglieder annähernd zylindrisch. Das letzte Glied ist nicht kürzer als die vorletzten. Bei den Psychodinae dagegen sind die Fühlerglieder birn-, faß- oder spindelförmig; bei den abgeleiteten Formen proximal zu einem scharf abgesetzten Knoten erweitert. Die Verkürzung und Veränderung beginnt mit den distalen Gliedern.

Die Trichomyiinae (Abb. 61—65) nehmen eine Zwischenstellung ein. Bei den Gattungen *Sycorax* und *Trichomyia* sind die Geißelglieder flaschen- oder birnenförmig (JUNG 1958b). Meist wird angegeben, es seien hier nur 15 Fühlerglieder (13 Geißelglieder) vorhanden. Aber das Endglied, das dann als

„Apiculus" des 13. Geißelgliedes bezeichnet wird, ist manchmal noch deutlich vom vorletzten Gliede getrennt, wenn auch immer „very diminutive conical or drop shaped" (DUCKHOUSE 1965).

Bei der problematischen Gattung *Horaiella* (s. unten) sind die Geißelglieder noch „lang gestreckt zylindrisch" (JUNG 1958b). Die Zahl der Fühlerglieder wird mit 16 (*kuatunensis* Alex.) oder 17 (*prodigiosa* Tonnoir) angegeben. Die letztere Zahl bedarf der Nachprüfung, da man — wenn sie zutrifft — eine sekundäre Vergrößerung der Geißel (wenn auch nur um 1 Glied) annehmen müßte. Das Endglied ist aber auch hier sehr klein (nur etwa 1/3 so lang wie das vorletzte Glied: Abb. 1 bei JUNG 1958b, Taf. I). Man darf darin die 1. Stufe der Veränderungen sehen, die bei *Sycorax* und *Trichomyia* weiter fortgeschritten sind.

22. ? Maxillarpalpen mit 4 Gliedern (oder weniger)

Bei den Phlebotomoinea besteht der Maxillarpalpus aus 5 Gliedern, wie es offenbar dem Grundplan der Psychodidae entspricht. Die bei sehr vielen Nematoceren und auch bei den Phlebotomoinea auf dem 3. Palpenglied vorhandene Sinnesgrube ist mindestens auch bei *Trichomyia* erhalten („patch of sensory rods of inner side" (DUCKHOUSE 1965). DUCKHOUSE schreibt sie dem 2. Palpenglied zu. Es handelt sich aber zweifellos um das morphologische 3. Glied.

23. ? Wahrscheinlich kann hier auch der Übergang zur Kurzbeinigkeit genannt werden, der wahrscheinlich die zunehmende Verkürzung der Fühler, der Maxillarpalpen, des gesamten Körpers und der Flügel entspricht.

Alle diese Merkmale sind so trivial, daß man sehr leicht auch Konvergenz annehmen könnte. Tatsächlich läßt sich mit Hilfe der Fossilien aus dem Baltischen Bernstein, die zum Teil mit der rezenten Gattung *Sycorax*, zum Teil aber mit *Trichomyia* näher verwandt sind, zeigen, daß die Verkürzung der (proximalen) Fühlerglieder und auch die Verkürzung der Maxillarpalpen bei diesen beiden engeren Verwandtschaftsgruppen unabhängig erfolgt ist. Die beiden proximalen Glieder der Maxillarpalpen sind auch bei manchen Phlebotominae nur unvollkommen getrennt, und ich bin nicht sicher, ob nicht bei den Fossilien aus dem Baltischen Bernstein mit verhältnismäßig langen Maxillarpalpen die beiden Grundglieder noch deutlicher getrennt sind als bei den rezenten Formen.

Die Annahme, daß die Trichomyiinae mit den Psychodinae am nächsten verwandt sind, ist bisher also durchaus unsicher begründet. Mit Rücksicht auf die Folgerungen, die man aus dem Funde sicherer Vertreter der Phlebotominae in der Unterkreide auf das Alter der monopyletischen Teilgruppen der Psychodidae ziehen muß, ist es aber wichtig, darauf hinzuweisen, daß die Annahme einer näheren Verwandtschaft der Trichomyiinae und Psychodinae mindestens nicht ausgeschlossen werden kann. Das zwingt uns zu besonders vorsichtigen Folgerungen.

Nicht viel besser begründet ist die Annahme, daß es sich bei den Trichomyiinae überhaupt um eine monophyletische Gruppe handelt. Die großen Verschiedenheiten, die zwischen den Larven der 3 rezenten Gattungen *Horaiella*, *Sycorax* und *Trichomyia* bestehen, und die manchmal zur Unterscheidung von 2 Unterfamilien, Sycoracinae und Trichomyiinae, geführt haben, können die Annahme, daß die 3 genannten Gattungen zusammen eine monophyletische Gruppe bilden, nicht widerlegen, denn sie müssen als Autapomorphien gelten.

Bisher sind nur 2 Merkmale bekannt, die als Synapomorphien der zu den Trichomyiinae gestellten Gattungen gelten können:

24. ? Die Verkürzung des letzten Fühlergliedes

Sie ist am geringsten bei der Gattung *Horaiella*, aber auch hier ist das letzte Glied nur höchstens „halb so lang und halb so dick wie das vorhergehende und nicht deutlich artikuliert" (JUNG 1958b).

Bei den Phlebotomoinea und im Grundplan der Psychodinae ist das letzte Fühlerglied nicht verkürzt. Die Angabe, daß bei *Horaiella prodigiosa* Tonnoir 17 Fühlerglieder vorhanden sind, bedarf der Überprüfung. Wenn sie zutrifft, müßte man annehmen, daß bei dieser Art ein „überzähliges" Glied vorhanden ist.

25. ? Umbildung des Radialsektors (Abb. 72—76)

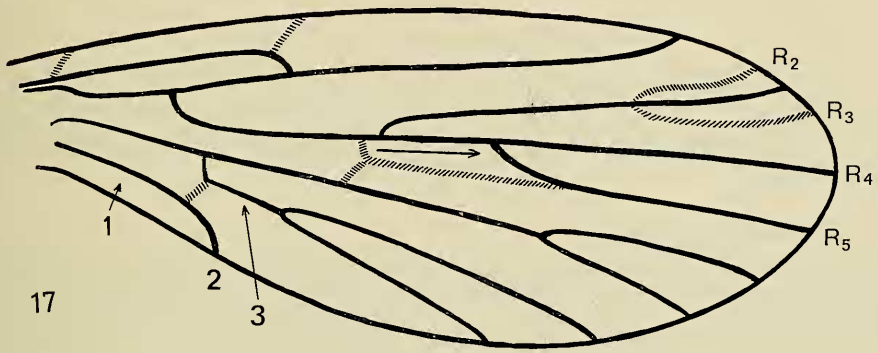
Ich stimme mit FAIRCHILD (1955) im Gegensatz zu einigen früheren Autoren vollkommen darin überein, daß die 3 Äste als R_{2+3}, R_4 und R_5 zu bezeichnen sind, daß also bei den Trichomyiinae die Gabelung von R_{2+3} aufgehoben wurde. Bei allen rezenten und fossilen Gattungen der Trichomyiinae, mit Ausnahme von *Horaiella*, ist außerdem der Ursprung von R_{2+3} in Richtung nach der Flügelspitze hin verschoben, so daß er hinter dem Ursprung von R_5 liegt. Hier liegt offenbar Konvergenz zu den (meisten) Phlebotominae vor. Bei *Horaiella* aber liegt der Ursprung von R_{2+3} vor demjenigen von R_5. Hier scheint also die ursprüngliche Verzweigungsform des Radialsektors erhalten zu sein. Das wäre besonders wichtig, weil auch hier R_{2+3} ungegabelt ist.

In dieses Bild von der Entwicklung des Radialsektors fügt sich aber die aus dem burmesischen Bernstein beschriebene Gattung *Eophlebotomus* (Ab.. 71) schlecht ein. Hier liegt der Ursprung von R_{2+3} wie bei allen Gattungen mit Ausnahme von *Horaiella* hinter dem von R_5, aber R_{2+3} ist im Gegensatz zu allen anderen bekannten fossilen und rezenten Gattungen gegabelt! EDWARDS (1929) äußert die Vermutung, daß *Eophlebotomus* mit *Sycorax* am nächsten verwandt ist. Mit dieser Annahme stößt man aber bei der Deutung der Entwicklung der Mundwerkzeuge und des Rüssels bei den Trichomyiinae auf erhebliche Schwierigkeiten. *Eophlebotomus* ist auch erheblich jünger (Miocän) als die Fossilien aus dem Baltischen Bernstein, und da in diesem schon sichere Vertreter der *Sycorax*- und *Trichomyia*-Gruppe vorliegen, könnte *Eophlebotomus*, wie immer man dieses Fossil auch deutet, nur als überlebender Seitenzweig aus der an sich viel älteren Stammgruppe einer der beiden Gattungsgruppen gedeutet werden. Ich möchte es aber wagen, die Arbeitshypothese aufzustellen, daß bei den Trichomyiinae ein Schwestergruppenverhältnis anzunehmen ist zwischen *Horaiella* und *Eophlebotomus* einerseits und der *Sycorax*- und *Trichomyia*-Gruppe (einschließlich der fossilen Vertreter dieser Gruppe aus dem Baltischen Bernstein) andererseits.

Horaiella und *Eophlebotomus* sind im Besitz eines noch verhältnismäßig langen Rüssels ursprünglicher als alle anderen Trichomyiinae. Beim Weibchen von *Horaiella* sind auch noch Mandibeln vorhanden. EDWARDS (1929) konnte diese zwar bei *Eophlebotomus* nicht finden, doch ist das Geschlecht des einzigen bekannten Exemplares unsicher. Der Flügel von *Horaiella* (Abb. 18) zeigt mehrere stark abgeleitete Merkmale. Es scheint mir aber möglich, die folgenden Übereinstimmungen mit *Eophlebotomus* als Synapomorphien zu deuten: 1 *A* vollständig reduziert (unsicher, aber in den vorliegenden Abbildungen nicht gezeichnet, Konvergenz zu Phlebotominae); CuA_2 verkürzt (Konvergenz zu *Nemopalpus*, zu den Phlebotominae und zur *Sycorax*-Gruppe); M_3 und M_4 an der Basis zu einem langen Stiel verschmolzen (gleiche aber weniger stark manifestierte Tendenz sporadisch bei einigen anderen Psychodidae). Der Flügel von *Horaiella* kann dann ohne Schwierigkeiten aus dem von *Eophlebotomus* abgeleitet werden, wenn man folgende Veränderungen annimmt (Abb. 17): Reduktion der Queradern, Reduktion von Sc_1; Aufhebung der Gabelung von R_{2+3}; Verlagerung des Ursprungs von R_5 in Richtung nach der Flügelspitze, so daß der Ursprung von R_{2+3} sekundär in sein relativ ursprüngliches Lageverhältnis zum Ursprung von R_5 gerät. Eine solche Verschiebung des Ursprunges von R_5 in Richtung nach der Flügelspitze bzw. eine partielle Verschmelzung der Gabeläste R_4 und R_5

erscheint leicht möglich, weil die *r-m*-Querader (*ta*) bei *Horaiella* reduziert ist, von der die Wurzel von R_5 sonst „festgehalten" wird.

Es muß zugegeben werden, daß diese Deutungen rein spekulativ sind und ein Beweis für ihre Richtigkeit kaum zu führen sein wird. Sie scheinen mir hier aber berechtigt, weil sie die großen Schwierigkeiten beseitigen würden, die sonst der Deutung von *Eophlebotomus* im Wege stehen. Auch die Verbreitung (*Horaiella* : Himalaya; *Eophlebotomus* : Burmesischer Bernstein) begünstigt die Deutung. Wir würden mit ihr auch die Möglichkeit gewinnen, zwar nicht das Fehlen der Gabelung von R_{2+3} (die nur bei *Eophlebotomus* noch vorhanden ist), wohl aber die Verschiebung des Ursprungs dieser Längsader in Richtung nach der Flügelspitze, über den Ursprung von R_5 hinaus, als apomorphes Grundplanmerkmal der Trichomyiinae zu gewinnen.



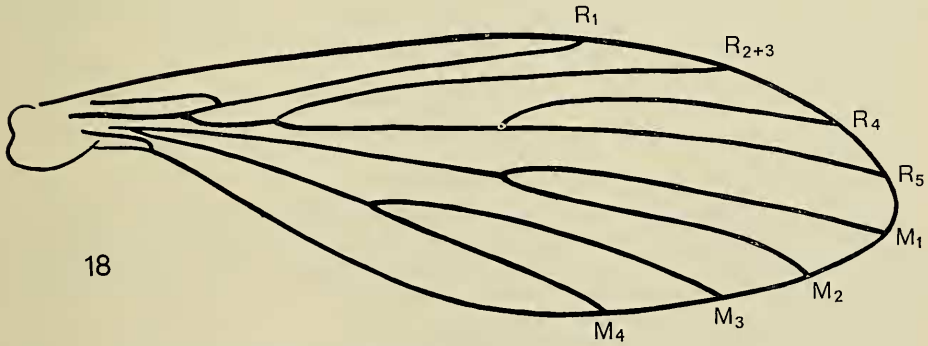


Abb. 17—18: Arbeitshypothese zur Deutung des Flügelgeäders der Gattung *Horaiella*. In Abb. 17 ist das Flügelgeäder der Gattung *Horaiella* (rezent; vergleiche Abb. 18) in das Geäder der fossilen Gattung *Eophlebotomus* (Burmesischer Bernstein; vergleiche auch Abb. 71) eingezeichnet. Diejenigen Elemente des Geäders von *Eophlebotomus*, die bei *Horaiella* reduziert wurden, sind schraffiert, die bei *Horaiella* erhaltenen Adern durch ausgezogene Linien dargestellt. Die allgemeine Verschiebung mehrerer Verzweigungsstellen des Geäders von *Horaiella* (Abb. 18) in Richtung nach der Flügelbasis ist in Abb. 17 nicht berücksichtigt. In Abb. 17 sind auch die Merkmale angegeben, die als Synapomorphien der Gattungen *Eophlebotomus* und *Horaiella* gelten können: 1 (völlige Reduktion von 1 *A*), 2 (Verkürzung von CuA_2), 3 (Basalabschnitte von M_3 und M_4 zu einem Gabelstiel verschmolzen). Ein weiteres, nicht eingezeichnetes, synapomorphes Merkmal ist wahrscheinlich die Reduktion der *r-m*-Querader (*ta*).

Eophlebotomus ist ein gutes Beispiel dafür, wie verwirrend (statt klärend) der Fund von Fossilien wirken kann. Mit sorgfältigen Untersuchungen wird sich zwar wahrscheinlich die Frage klären lassen, ob zwischen der rezenten Gattung *Horaiella* und den Gattungen *Sycorax* und *Trichomyia* wirklich ein Schwestergruppenverhältnis besteht. Die Deutung von *Eophlebotomus* wird aber wohl immer auf Spekulationen angewiesen bleiben, weil wir selbst bei neuen Funden niemals so genaue Untersuchungen werden durchführen können, wie bei den rezenten Arten, und weil wir die Larven der Fossilien sicherlich niemals kennen werden. Vielleicht dient die vorgebrachte Arbeitshypothese aber doch dazu, die Entwicklung des Flügels bei den Trichomyiinae und insbesondere bei der Gattung *Horaiella* zu verstehen. Es ist ja nicht ausgeschlossen, daß künftige Funde weiterer rezenter oder fossiler Arten es ermöglichen werden, sie zu verifizieren oder zu widerlegen. Bis dahin hat sie den Vorteil, klare Fragen aufzuwerfen.

3. Unterfamilie Psychodinae

3a. Apomorphe Grundplanmerkmale dieser monophyletischen Gruppe

Im Gegensatz zu den Trichomyiinae sind die Psychodinae als monophyletische Gruppe ausgezeichnet begründet. Als konstitutive (abgeleitete Grundplan-) Merkmale können gelten:

26. Augenbrücke vorhanden

Bei den Phlebotomoinea und Trichomyiinae sind die Komplexaugen rundlich und deutlich voneinander getrennt. Bei den Psychodinae sind sie oberhalb der Antennen durch eine Augenbrücke vollständig oder nahezu vollständig miteinander verbunden. Das Fehlen der Augenbrücke bei den Gattungen *Notiocharis* und *Paratelmatoscopus* ist nach QUATE (1967) und DUCKHOUSE (1966) sekundär.

27. Geißelglieder der Fühler faß-, spindel- oder knotenförmig

Inwieweit die Umbildung der Fühlerglieder, die von der zylindrischen Form, die sie bei den Phlebotomoinea haben, zu ausgesprochener Knotenform (basal kugelig, mit distalem zylindrischem Stiel) führt, wenigstens in ihren Anfängen schon für einen gemeinsamen Grundplan der Trichomyiinae und Psychodinae (? siehe S. 29) anzunehmen ist, läßt sich zur Zeit nicht entscheiden.

28. Mundwerkzeuge verkürzt, auch beim Weibchen ohne Mandibeln

Hier muß Konvergenz mit den Bruchomyiinae und den meisten Trichomyiinae angenommen werden.

29. Maxillarpalpen 4-gliedrig, ohne Sinnesgrube

Die Reduktion der Palpenglieder von 5 auf 4 gilt auch für die (rezenten) Trichomyiinae und ist möglicherweise dem Grundplan einer beide Unterfamilien umfassenden übergeordneten Gruppe zuzuschreiben (siehe S. 29). Während aber auf dem morphologisch 3. (scheinbaren 2. Fühlerglied) bei den Trichomyiinae die Sinnesgrube noch vorhanden ist, fehlt sie nach DUCKHOUSE bei den Psychodinae.

30. Im Flügel ist auch die vordere Basalzelle verkürzt

Die im Grundplan der Familie eingeleitete Verschiebung der Ursprünge und Verzweigungspunkte von Längsadern in Richtung nach der Flügelwurzel hin ist bei den Psychodinae um einen deutlichen Schritt weiter entwickelt. Von ihr sind bei den Psychodinae insbesondere Radialsektor und Media erfaßt (siehe darüber auch S. 8). Das wird besonders deutlich dadurch, daß bei den anderen Unterfamilien die Verzweigungen des Radialsektors eher nach der Flügelspitze hin verschoben werden.

31. Flügelschüppchen stark entwickelt, dreieckig vorspringend

Wohl alle Autoren bezeichnen das Flügelschüppchen bei den Psychodinae als „Alula". Das ist vielleicht entschuldbar, weil in der Terminologie der lappenförmigen Anhangsgebilde des hinteren Flügelrandes in älterer Zeit große Verwirrung herrschte (siehe CRAMPTON 1942). Die Alula ist ein

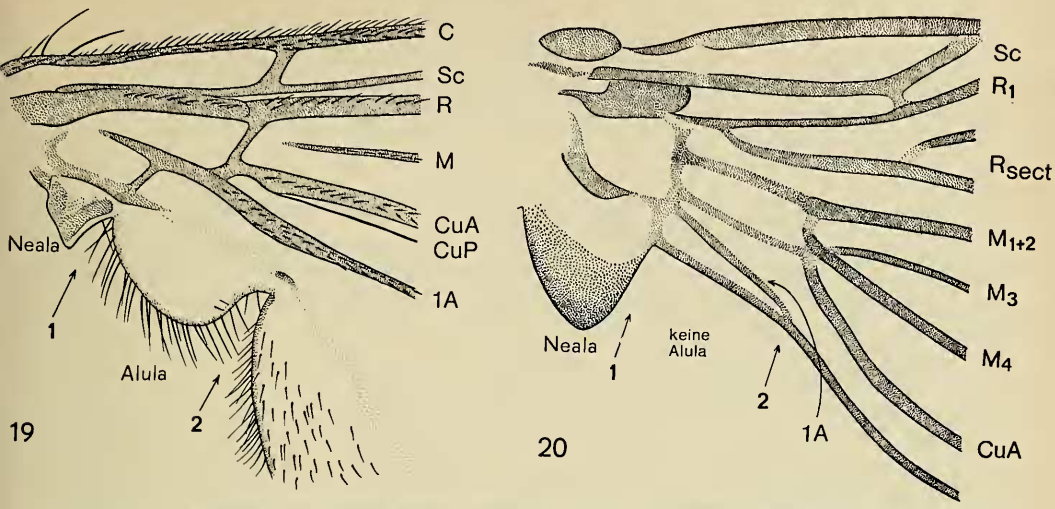


Abb. 19—20: Deutung der sogenannten „Alula" bei den Psychodidae: Flügelbasis von *Sylvicola fenestralis* Meigen (19: Anisopodidae) und *Pericoma* spec. (20: Psychodidae). Die Ziffern 1 und 2, sowie die beiden von ihnen ausgehenden Pfeile bezeichnen die proximale und distale Begrenzung des Abschnittes am Hinterrande des Flügels, von dem die echte Alula gebildet wird, wenn sie (wie in Abb. 19) vorhanden ist.

Gebilde, das noch nicht zum Grundplan der Dipteren gehört und im Bereich des Flügelstieles (der „Basiala") erst bei den Bibionomorpha (Abb. 19) und Brachycera, möglicherweise auch schon bei den Culicomorpha auftritt. Bei den Psychodidae (Abb. 20) fehlt eine Alula (offenbar primär) ebenso wie bei den Psychopteridae, Tanyderidae, Blephariceridae und Tipulomorpha. Das Flügelschüppchen dagegen ist der für alle Neoptera charakteristischen Neala homolog und vom Grundplan dieser Gruppe in den der Diptera und auch der Psychodidae übernommen worden. Es ist bei den Phlebotomoinea und Trichomyiinae noch klein und abgerundet wie bei anderen Nematoceren. Bei den Psychodinae (Abb. 20) dagegen ist es ungewöhnlich vergrößert und dreieckig. Die funktionelle Bedeutung dieser Vergrößerung ist nicht bekannt. VAILLANT (1971) gibt an, daß das Flügelschüppchen (fälschlich „Alula") bei *Telematoscopus* 2 kreisförmige Stellen am Mesonotum verdeckt, die nach seiner Vermutung vielleicht Tympanalorgane sind. Man sollte die Frage prüfen, ob das auch für andere Psychodinae gilt und ob die Vergrößerung des Flügelschüppchens vielleicht mit dem Auftreten von Tympanalorganen bei dieser Unterfamilie zusammenhängt.

32. Männchen mit vergrößerten Cerci („Cercopoden"), die am Ende mit Dornen (Tenacula, Retinacula) ausgerüstet sind (Abb. 15)

Die Männchen der Psychodinae unterscheiden sich von denen aller Unterfamilien dadurch, daß am Hypopygium 2 paarige Zangenorgane mit beweglichem Endglied vorhanden sind. Die beweglichen Distalglieder der morphologisch dorsalen (infolge des Hypopygium inversum tatsächlich aber ventral gelegenen) Zange werden in der Literatur meist als Cercopoden, manchmal auch als Surstyli (QUATE 1955 und später) bezeichnet. Die Bezeichnung als „Surstyli" beruht auf der Annahme, daß es sich um gelenkig gewordene Abgliederungen des 9. Tergites handelt. Möglicherweise ist die Homologie des sogenannten „Cercopoden" oder „Surstyli" tatsächlich noch nicht endgültig geklärt. Ich sehe aber keinerlei Grund, daran zu zweifeln, daß es sich um enorm entwickelte Cerci handelt. Merkwürdigerweise gibt QUATE (1955) an, „Tenacula" seien auch bei einigen *Sycorax*-Arten („some *Sycorax*") vorhanden. Sollte es sich dabei nicht um eine Verwechslung der „Cercopoden" der Psychodinae mit den Dististyli von *Sycorax* handeln, die dadurch entstanden ist, daß *Sycorax* kein Hypopygium inversum besitzt?

33. Dististyli der männlichen Gonopoden nach den Cerci hin gerichtet

Diese Umorientierung ist bei den Psychodidae offenbar mehrmals unabhängig entstanden. An den Unterschieden in der Ausbildung des 9. Tergites und seiner Anhänge läßt sich aber erkennen, bei

welchen Gruppen das Merkmal unabhängig entstanden ist (siehe darüber S. 10). Bei den Psychodinae (Abb. 15) übernehmen anscheinend die Cerci (Cercopoden) bei der Kopulation wesentliche Funktionen, die sonst von den Gonopoden ausgeübt werden (vgl. die Abbildungen bei GEORGES 1963 mit derjenigen von MUKERJI 1931: Lage der Teile bei der Kopulation von *Psychoda* und *Phlebotomus*). Das Fehlen von Gebilden, die den sogenannten „Parameren" anderer Psychodidae homolog sind, ist wahrscheinlich ein plesiomorphes Merkmal.

34. Beim Männchen bilden 9. Tergit und Sternit einen geschlossenen Basalring

Bei anderen Psychodidae (z. B. *Sycorax*, *Trichomyia*) und demnach im Grundplan der Familie, sind 9. Tergit und Sternit im Hypopygium des Männchens noch deutlich getrennt. Bei den Psychodinae geht nach JUNG (1956) das mächtige 9. Tergit (Tergum) dorsalwärts in ein dünnes Band, das 9. „Sternum" über.

35. Beim Weibchen sind die Cerci verlängert

Bei den anderen Unterfamilien und demnach offenbar im Grundplan der Psychodidae, sind die Cerci kurz und breit, bei den Psychodinae dagegen lang, schmal und leicht gekrümmt (säbelförmig). Sie dienen nach QUATE (1955) als „egg-guides". Nach den Abbildungen zu urteilen, sollte man annehmen, daß diese Umgestaltung der Cerci auch eine Veränderung der Form der Subgenitalplatte zur Folge gehabt hat. Die Subgenitalplatte des Weibchens der Psychodinae wird wohl von allen Autoren zusammenfassender Arbeiten (QUATE, JUNG, VAILLANT) als „9. Sternit" bezeichnet. Wenn diese Deutung richtig wäre, dann müßte man annehmen, daß die weibliche Genitalöffnung bei den Psychodinae um 1 Segment nach hinten verschoben wurde, und daß der sonst in das Dach des Genitalatriums verlagerte 9. Sternit hier wieder freigelegt worden ist und den Charakter einer normalen Sternitplatte angenommen hätte. Das ist höchst unwahrscheinlich. Ich halte es für so gut wie sicher, daß hier ein Fehler in der Segmentzählung vorliegt. Die Subgenitalplatte wird wahrscheinlich bei den Psychodinae wie bei allen anderen Psychodidae und den allermeisten Dipteren vom 8. Segment gebildet.

36. Spermatheken sessil

Nach QUATE & QUATE (1967) sind die Spermatheken der Psychodinae „hemispherical, firmly fixed together and without membranous ducts". Das sind sicher abgeleitete Merkmale. Merkwürdigerweise gibt VAILLANT (1971) an, bei *Telmatoscopus* seien keine Spermatheken vorhanden. Er spricht dann aber von „Receptacula seminis". In der Morphologie der Dipteren werden diese Bezeichnungen aber als Synonyma gebraucht.

37. Larve mit Atemrohr (Sipho)

Zum Unterschiede von allen anderen Psychodidae liegen die Hinterstigmen am Ende eines geschlossenen Atemrohres, dessen Aufbau aus Elementen des 8. und der folgenden Abdominalsegmente u. a. von SATCHELL (1947, 1953b) und JUNG (1956) beschrieben wird.

38. Antennen der Larve 1-gliedrig

Nach JUNG (1956) sind die Antennen der Larven dieser Gruppe ungegliedert. Im Grundplan der Psychodidae bestehen sie aus 4 Gliedern wie noch bei den Larven von *Sycorax*.

39. ? Mundwerkzeuge der Larven

Obwohl in neuerer Zeit viele Larven beschrieben wurden, fehlt es noch immer an einer wirklich genauen Untersuchung der Mundwerkzeuge im Vergleich mit denen der anderen Unterfamilien. Auf einige der Fragen, die dabei besonders zu beachten wären (Aufbau der Mandibel und des Hypostomiums) wurde schon oben hingewiesen. Es ist recht wahrscheinlich, aber nicht sicher, daß eingehendere Untersuchungen auch für die Larven der Psychodinae abgeleitete Merkmale zu Tage fördern werden. SATCHELL (1953b) gibt an, daß in der Maxille der Larven der Psychodinae die Cardo mit dem Subgenalrand verschmolzen sei. Das ist sicher ein abgeleitetes Merkmal, das im Grundplan der Psychodidae (und z. B. bei der Larve von *Bruchomyia*) noch nicht vorhanden ist. Es ist aber noch nicht sicher, ob das Merkmal bei allen Psychodinae vorhanden ist, und man muß auch damit rechnen, daß es auch bei den Larven der Trichomyiinae vorkommt, bei denen darauf nicht geachtet wurde. Nach SATCHELL (1953b) wäre auch der Palpus bei den Larven der Psychodinae „less distinct" als im Grundplan der Familie.

40. Prothorakalhorn der Puppe mit geringelter, beweglicher Basalregion

Der Bau der prothorakalen Atemhörner wurde von SATCHELL (1948) beschrieben. Diejenigen der Psychodinae unterscheiden sich von denen der übrigen Psychodidae dadurch, daß sie an der Basis eine aus etwa 5 Ringen bestehende, dünnere Region besitzen, welche ihnen eine gewisse passive Beweglichkeit erlaubt.

Es ist sehr wahrscheinlich, daß künftige Untersuchungen noch Veränderungen an dieser Liste apomorpher Grundplanmerkmale der Psychodinae notwendig machen werden. An der Tatsache, daß die Psychodinae als monophyletische Gruppe ausgezeichnet begründet sind, wird sich dadurch nichts mehr ändern. Die genaue Untersuchung möglichst zahlreicher weiterer Merkmale wird vor allem das Ziel haben müssen, Gründe für oder gegen die Hypothese beizubringen, daß zwischen den Trichomyiinae und den Psychodinae ein Schwestergruppenverhältnis besteht.

3b. Die monophyletischen Teilgruppen der Psychodinae

Im schroffen Gegensatz zu der Sicherheit, mit der die Psychodinae als monophyletische Gruppe begründet sind, steht die Unsicherheit ihrer weiteren systematischen Gliederung. Die bisherigen Erörterungen leiden darunter, daß noch immer nicht nach den Schwestergruppenverhältnissen zwischen monophyletischen Gattungen oder Gattungsgruppen gefragt wird. Vielmehr spielen Erörterungen darüber, welche Artengruppe die primitivste („the most primitive") in einer gegebenen Gattung ist und welche die höchste phylogenetische Position einnimmt, noch immer eine große Rolle. Auch an Widersprüchen fehlt es dabei nicht. VAILLANT (1971) stellt im Text seiner Arbeit z. B. fest, daß ihm *Telmatoscopus albipunctatus* eine der primitivsten Psychodinae zu sein scheine. In seiner Stammbaumzeichnung erscheint aber *Telmatoscopus* als ganz untergeordneter Ast. Die Blindheit mancher Autoren gegenüber solchen Widersprüchen erscheint ganz unverständlich.

Von den beiden Tribus, die in der Unterfamilie Psychodinae herkömmlicherweise unterschieden werden, sind die Psychodini sehr wahrscheinlich eine monophyletische Gruppe. Für die Begründung dieser Annahme und ihre weitere Gliederung bietet die Arbeit von Quate (1959) eine gute Grundlage. Der ihr beigegebene Stammbaum entspricht aber nur scheinbar und in einigen Punkten dem „Argumentationsschema der phylogenetischen Systematik". Er enthält möglicherweise noch paraphyletische Gruppenbildungen und muß noch sorgfältig und kritisch geprüft werden.

In der Stammbaumzeichnung von VAILLANT (1971) bilden dagegen die Psychodini (im Sinne von QUATE) überhaupt keine monophyletische Gruppe. Hier sind die Gattungen *Psychoda* und *Copropsychoda* allen übrigen Gattungen der Psychodinae als „Schwestergruppe" gegenübergestellt. Die Gattungen *Threticus* und *Philosepedon*, die nach QUATE am nächsten mit *Psychoda* verwandt sind, bilden bei VAILLANT einen untergeordneten Zweig des Astes, dem auch die von QUATE nicht zu den Psychodinae gestellten Gattungen der Unterfamilie angehören. VAILLANT setzt sich mit QUATES Auffassung und ihrer Begründung nicht auseinander und gibt auch für seine eigene keine Begründung.

Derartig einander kraß widersprechende „Stammbaum"-Darstellungen sind der Grund für die so häufig geäußerte Skepsis gegenüber phylogenetischen „Spekulationen". Sie haben ihren Grund aber nicht darin, daß die vorliegenden Tatsachen

in so verschiedener Weise „phylogenetisch interpretiert" werden könnten, sondern darin, daß die Urheber von „Stammbaum"-Darstellungen sich nicht darüber klar sind, was diese zeigen sollen und wie sie begründet werden müssen.

Für die Tribus Pericomini, von der VAILLANT noch die Tribus Telmatoscopini abtrennt ohne beide wieder unter einem gemeinsamen Namen zusammenzufassen, obwohl sie nach seinem „Stammbaum" doch zusammen eine monophyletische Gruppe bilden, sind mir keine abgeleiteten Grundplanmerkmale bekannt. Es handelt sich sehr wahrscheinlich um eine paraphyletische Gruppe, bei der die gemeinsamen, zur Kennzeichnung angegebenen Merkmale als Symplesiomorphien zu deuten sind. In DUCKHOUSE's Arbeit (1966), die einen Abschnitt „Phylogenetic relationships within the Psychodinae" enthält, werden die Gattungen *Pericoma*, *Brunettia* und *Telmatoscopus* als „polyphyletisch" bezeichnet. Es ist aber wahrscheinlich, daß es sich dabei um paraphyletische Gruppen handelt; denn gegenwärtig werden diese noch oft als „polyphyletisch" bezeichnet, obwohl manche Autoren wiederum den Begriff der „Monophylie" in so ungenauem Sinne verwenden, daß er auch die paraphyletischen Gruppen mit umfaßt.

III. Die Frage des Kategorial-Ranges der monophyletischen Teilgruppen der Psychodidae

Von den meisten Autoren werden die 4 wahrscheinlich monophyletischen Teilgruppen die Psychodidae (Bruchomyiinae, Phlebotominae, Trichomyiinae und Psychodinae) als Unterfamilien bezeichnet. Es gibt aber auch abweichende Meinungen. FAIRCHILD (1955) z. B. erkennt den Phlebotominae nur den Rang einer Tribus („Phlebotomini") zu, während ROHDENDORF (1964) in dieser Gruppe ebenso eine besondere Familie („Phlebotomidae") sehen möchte wie in den anderen Unterfamilien.

Von vielen werden diese Meinungsverschiedenheiten für nebensächlich gehalten. Tatsächlich ergibt sich aus Meinungsverschiedenheiten über den kategorialen Rang, der einer Gesamtgruppe und ihren Untereinheiten zugesprochen werden soll, kein Nachteil für die Darstellung der phylogenetischen Verwandtschaft, wenn nur (1) die einzelnen Gruppen tatsächlich monophyletische Einheiten sind und (2) deren Verwandtschaftsbeziehungen in der hierarchischen Ko- und Subordination richtig zum Ausdruck gebracht werden. Für die Psychodidae gilt in dieser Beziehung mutatis mutandis dasselbe wie für die Culicidea (siehe HENNIG 1966b). Von diesem Gesichtspunkte aus gesehen, ist allerdings die „Klassifikation" (nicht der Stammbaumentwurf!) von FAIRCHILD derjenigen von ROHDENDORF überlegen, denn bei FAIRCHILD wird die nahe Verwandtschaft der Phlebotominae und Bruchomyiinae durch die Zusammenfassung beider Gruppen zu einer gemeinsamen Gruppe „Phlebotominae" richtig zum Ausdruck gebracht, nicht aber bei ROHDENDORF, der die „Phlebotomidae" unverbunden neben die „Nemopalpidae" (= Bruchomyiinae) und Psychodidae stellt.

An der Sache vorbei geht auch die Feststellung von JUNG & THEODOR (1958), die Zusammenfassung der 3 Gattungen *Horaiella*, *Sycorax* und *Trichomyia* in einer Unterfamilie *Trichomyiinae* stelle eine Notlösung dar, „obgleich jede der 3 Gattungen wohl hinsichtlich Imaginal- als auch Larvalmorphologie durchaus den Rang einer Unterfamilie einnehmen könnte". Tatsächlich haben manche Autoren auch jede der 3 genannten Gattungen als Vertreter einer besonderen Unterfamilie angesehen.

Die Frage, um die es in Wirklichkeit geht, lautet: Bilden die 3 Gattungen *Horaiella*, *Sycorax* und *Trichomyia* zusammen eine monophyletische Gruppe oder nicht? Sollte die Frage im positiven Sinne beantwortet werden müssen, dann bestimmt sich der Kategorialrang der Gesamtgruppe nur mit Rücksicht auf den ihrer Schwestergruppe. Sollte sich bestätigen, daß die Trichomyiinae tatsächlich die monophyletische Schwestergruppe der Psychodinae sind, dann müssen sie als Unterfamilie bezeichnet werden, solange man auch die Psychodinae als Unterfamilie bezeichnet. Gleichgültig ist es in diesem Zusammenhange, wie groß oder wie gering die morphologischen Unterschiede zwischen den Gattungen *Horaiella*, *Sycorax* und *Trichomyia* im Larven- und Imaginalstadium sind.

Nun kann sich die phylogenetische Systematik tatsächlich damit begnügen, in ihrem System die Verwandtschaftsbeziehungen (Schwestergruppenverhältnisse) monophyletischer Gruppen zum Ausdruck zu bringen. Der kategoriale Rang der Gruppen bringt dann nicht mehr als die Subordinationsverhältnisse in jeweils einem einzigen Zweige des Stammbaumes zum Ausdruck. Die Tatsache, daß Gruppen, die verschiedenen Zweigen des Stammbaumes angehören, den gleichen Kategorialrang (z. B. den einer „Unterfamilie") haben, bedeutet dann gar nichts.

Es ist eine offene Frage, ob die phylogenetische Systematik für immer auf die durchaus gegebene Möglichkeit (Hennig 1966b) verzichten wird und verzichten kann, auch im Kategorialrang der monophyletischen Gruppen eine bestimmte Erkenntnis auszudrücken. Ich nehme an, daß die Entscheidung dieser Frage, mag sie auch noch so lange auf sich warten lassen, schließlich eher zur Aufwertung als zur Abwertung des Ranges vieler Insektenfamilien und ihrer Untergruppen führen wird, und daß im Zusammenhange damit z. B. die Phlebotominae und Bruchomyiinae eher den Rang von Familien (wie bei Rohdendorf) als den von Tribus (wie bei Fairchild) erhalten werden. Da aber diese Frage nur in größerem Zusammenhange gelöst werden kann und für die Probleme, um die es in der vorliegenden Arbeit in erster Linie geht, keine entscheidende Bedeutung besitzt, habe ich hier an der üblichen Praxis festgehalten und die 4 Gruppen Bruchomyiinae, Phlebotominae, Trichomyiinae (deren Monophylie noch nicht gesichert ist) und Psychodinae als Unterfamilien bezeichnet.

IV. Geographische Verbreitung

An jeden Fund mesozoischer Fossilien, namentlich auf den Südkontinenten, knüpft sich die Hoffnung, daß er zur Deutung des gegenwärtigen Verbreitungsbildes der Gruppe, zu der er gehört, beitragen könnte. Dabei geht es namentlich um 2 Fragen: Die mögliche Ausbreitung dieser Gruppe über transantarktische und über trans-südatlantische Landverbindungen.

Eine der Voraussetzungen dafür, daß Ausbreitung über eine dieser Verbindungen (oder auch über beide) überhaupt in Erwägung gezogen werden darf, besteht darin, daß die betreffende Gruppe alt genug ist. Brundin (1972) konnte vor kurzem einen Einwand, den Darlington gegen seine Deutung des Verbreitungsbildes der Podonominae (Chironomidae) erhoben hatte, mit dem Hinweis auf das durch einen zu dieser Gruppe gehörenden Fund in der Unterkreide des Libanons erwiesene hohe Alter der Podonominae entkräften.

Was zunächst die transantarktische Verbindung anbetrifft, so können bei den Psychodidae höchstens 3 Gruppen genannt werden (eine Artengruppe der Gattung

Pericoma, die Gattung *Nemoneura* und vielleicht *Sycorax*), die sie möglicherweise in Anspruch genommen haben. Sie alle gehören zu den Psychodinae, und gerade über das Mindestalter dieser Gruppe lassen sich aus den bisherigen Fossilienfunden keine Schlüsse ziehen. Nun ist aber durch den Fund der Phlebotominae in der unteren Kreide sicher bewiesen, daß nicht nur die Psychodidae als Gesamtgruppe vor dieser Zeit entstanden sein müssen, sondern daß vor der unteren Kreidezeit auch bereits die Aufspaltung der Familie in Bruchomyiinae, Phlebotominae und mindestens eine Stammart, aus der die Trichomyiinae und Psychodinae hervorgegangen sind, erfolgt sein muß. Die Annahme, daß es spätestens in der Kreide auch schon Psychodinae und wohl auch schon einige monophyletische Teilgruppen dieser Unterfamilie gegeben hat, gewinnt im Verein mit der Deutung der Fossilien aus dem Baltischen Bernstein dadurch sehr an Wahrscheinlichkeit. Dadurch wäre dann — ähnlich wie bei den Podonominae — auch die zeitliche Voraussetzung für die Inanspruchnahme einer transantarktischen Verbindung durch einige Psychodinae gegeben.

Für die Annahme einer Ausbreitung über das Gebiet des heutigen Südatlantik kämen bei den Psychodidae wohl sicher nur die Bruchomyiinae und Phlebotominae in Frage. Da von den Bruchomyiinae keine mesozoischen Fossilien vorliegen, wäre man auf eine Analyse der rezenten Arten angewiesen. Die Argumente, die dabei eine Rolle spielen könnten, müßten ähnlich aussehen wie diejenigen, die für die Annahme transantarktischer Beziehungen entwickelt wurden (Hennig 1958, 1966a, Brundin 1966). Leider ist eine entsprechende Analyse bei den Dipteren bisher noch niemals durchgeführt worden. Unter der Voraussetzung, daß die direkte Verbindung zwischen Afrika und Südamerika noch zur Zeit der unteren Kreide bestanden hat, wäre durch den indirekten Nachweis der Bruchomyiinae in dieser Erdperiode immerhin die Bedingung des hinreichenden Alters dieser Gruppe als gegeben anzusehen (siehe aber S. 50).

Nicht viel anders steht es bei den Phlebotominae, obwohl die Unterkreidefossilien zu dieser Gruppe gehören. Das Verbreitungsbild und die Verwandtschaftsbeziehungen der rezenten Arten lassen es so gut wie ausgeschlossen erscheinen, daß von den neotropischen zu den palaeotropischen Arten mehr als eine einfache Verwandtschaftsbeziehung besteht, und das genügt nicht, um die Annahme direkter Ausbreitung, etwa über den Südatlantik, zu stützen. Die aus Neuguinea und Australien bekannten wenigen Arten gehören verschiedenen engeren Verwandtschaftsgruppen an und stellen in ihrem heutigen Verbreitungsgebiet sicher kein altes Faunenelement dar. Man hat den Eindruck, daß sowohl die palaeotropischen wie die neotropischen Arten bzw. deren Vorfahren von Norden her in ihr heutiges Verbreitungsgebiet gekommen sind.

Möglicherweise ist aber die neotropische Verwandtschaftsgruppe *Hertigia-Warileya* aus dieser Deutung auszunehmen. Der Fund der Kreidefossilien, die einen ähnlichen ursprünglichen Flügelbau besitzen, in einem Gebiet am Südrande der Thetis läßt die Möglichkeit offen, daß während der unteren Kreidezeit oder vorher Phlebotominae über eine trans-südatlantische Verbindung von Afrika nach Südamerika (oder umgekehrt) gekommen sind, wobei dann die Gruppe *Hertigia-Warileya* als einziger Rest dieser alten Ausbreitungswelle der Phlebotominae anzusehen wäre. Mehr als eine Möglichkeit, die sich nicht ausschließen läßt, ist das aber nicht. Stützen ließe sich eine solche Annahme mit Hilfe der Kreidefossilien auf keinen Fall.

B. Die fossilen Psychodidae

(siehe dazu auch das Verzeichnis S. 62—67)

Fossilien, die mit Sicherheit zu den Psychodidae gehören, waren aus dem Mesozoikum bisher nicht bekannt. Zwar sind 2 Arten aus dem Malm (Purbeck) von England, die ursprünglich als Homoptera beschrieben worden waren, zu den Psychodidae gestellt worden (*Psychodites egertoni* Brodie und *P. kenngotti* Giebel (siehe Handlirsch 1908). Diese Zuordnung ist aber sehr problematisch. Nachdem jetzt Fossilien in der Unterkreide des Libanon gefunden wurden, die mit Sicherheit zu den Phlebotominae gehören, ist so gut wie sicher, daß es Psychodidae schon im oberen Jura (Malm) gegeben hat, und die Deutung der *Psychodites*-Arten ist daher kaum noch wichtig.

Wesentlich interessanter wäre *Mesopsychoda dasyptera* Brauer, Redtenbacher & Ganglbauer. Die Schichten, in denen dieses Fossil gefunden wurde (Ust Balei in Sibirien) wurden ursprünglich dem Dogger zugerechnet, gehören aber nach Rohdendorf (1962) zum oberen Lias. Die dachförmige Haltung der Flügel bei diesem Fossil könnte für die Zugehörigkeit zu den Psychodinae sprechen, denn sie ist sicher ein abgeleitetes Grundplanmerkmal dieser Unterfamilie. Es hängt offenbar mit der Ausbildung einer quer über dem Proximalabschnitt des Flügels verlaufenden Schwächezone zusammen, in der die Flügel umgeknickt werden. Vom Flügelgeäder des Fossils ist aber (von anderen Merkmalen ganz abgesehen) nichts Sicheres zu erkennen. Mit Rücksicht auf die Folgerungen, die aus der Zuordnung von *Mesopsychoda* zu den Psychodinae auf das Alter nicht nur der Psychodidae, sondern auch auf die Unterfamilien gezogen werden müßten, bleibt dieses Fossil besser unberücksichtigt.

I. Die Fossilien aus der Unterkreide

Gattung *Phlebotomites* novum genus

Die Voraussetzungen für die Beurteilung der Fossilien, die ich unter diesem Gattungsnamen zusammenfasse, wurden schon oben (S. 20—28) ausführlich erörtert. Von den Phlebotominae s. str. unterscheidet sich *Phlebotomites* durch die breit abgerundeten Flügel. Die Gattung stimmt in diesem Merkmal mit *Hertigia* und *Warileya* überein. Von *Hertigia* unterscheidet sie sich dadurch, daß der Ursprung von R_{2+3} über die Gabelung von R_4/R_5 hinaus in Richtung nach der Flügelspitze verschoben ist. In diesem Merkmal stimmt sie mit *Warileya* und mit den Phlebotominae s. str. überein. Von *Warileya* unterscheidet sich *Phlebotomites* dadurch, daß auf dem Dististylus des männlichen Hypopygiums 5 kräftige Dornen vorhanden sind. Die Gattungen *Hertigia* und *Warileya* sind auch wesentlich größer als *Phlebotomites*. Ihr Flügel ist annähernd doppelt so lang wie der der fossilen Gattung.

Die Notwendigkeit, für die fossilen Arten aus der Unteren Kreide einen besonderen „Gattungs"-Namen zu verwenden, ergibt sich nicht so sehr daraus, daß einige, nicht besonders auffällige, Unterschiede vorhanden sind, sondern aus der Überlegung, daß Einordnung in eine bestimmte rezente Gattung nähere Verwandtschaft mit diesem engeren Kreis rezenter Arten vortäuschen würde. Solche Verwandtschaftsbeziehungen lassen sich aber nicht nachweisen.

Aus der Unteren Kreide des Libanon liegen 5 Exemplare vor, die zu mindestens 2 verschiedenen Arten gehören. Nicht bei allen Exemplaren sind alle Merkmale zu

erkennen, die man bei der Unterscheidung rezenter Arten zu berücksichtigen pflegt, und leider sind gerade bei dem einzigen Exemplar (Holotypus) von *P. longifilis* wichtige Körperteile nicht erhalten. Trotzdem steht fest, daß mindestens dieses Exemplar zu einer anderen Art gehört als die übrigen 4.

Species typica: *Phlebotomites brevifilis* n. sp.

Phlebotomites longifilis **nova spec.** (Abb. 21, 22, 30)

Vorliegendes Material: 1 ♂ (Holotypus) im Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart (Nr. C 49/2). Untere Kreide (Neokom) des Libanon.

Nur bei diesem Exemplar sind die Seitenlappen des 9. Tergites lang: deutlich länger als die Parameren und der Basistylus, und nur bei diesem sind die beiden Penisfilamente sehr lang und in Schleifen gelegt (Abb. 21). Die Behaarung des Basistylus ist spärlich. Die Gabel von R_{2+3} (Abb. 30) ist deutlich länger als bei den Exemplaren, die ich zu *brevifilis* stelle. Da Fühler, Rüssel, Maxillarpalpen und Beine fehlen, läßt sich leider nicht feststellen, ob an diesen Organen Unterschiede von *brevifilis* vorhanden sind. Auch die Frage, ob auf dem Anepisternum Haargruppen vorhanden sind, läßt sich nicht beantworten.

Phlebotomites brevifilis **nova spec.** (Abb. 23—37)

Vorliegendes Material: 4 ♂♂ im Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart (Nr. B 8/1, B 8/2, C 29/2 und der Holotypus Nr. C 29/8). Untere Kreide (Neokom) des Libanon.

Es ist nicht sicher, ob die 4 Exemplare wirklich zu einer Art gehören. Da aber nicht bei allen die gleichen Merkmale so gut erhalten sind, daß sie miteinander verglichen und etwaige Unterschiede festgestellt werden können, behandle ich alle 4 Exemplare hier unter einem Namen. Die Frage der Artunterscheidung ist bei Fossilien ja ohnehin problematisch.

Abb. 21—22: Hypopygium (21) bzw. Gonopoden (22) von *Phlebotomites longifilis* n. sp. (Holotypus) aus der unteren Kreide (Neokom) des Libanon. In Abb. 21 liegt der Dististylus in seiner ganzen Länge in der Ebene der Darstellung. Seine Dornen und der Basistylus erscheinen daher perspektivisch verkürzt (vgl. dazu Abb. 22, in der die Gonopoden von der Innenseite dargestellt sind; hier liegt der Basistylus in der Bildebene).

Abb. 23: *Phlebotomites brevifilis* n. sp. (Holotypus) aus der unteren Kreide (Neokom) des Libanon. Habitus.

Bei allen 4 Exemplaren ist wenigstens die annähernd übereinstimmende Kürze des Rüssels, des 1. Geißelgliedes der Fühler und des 5. Gliedes der Maxillarpalpen zu erkennen. Ob die Exemplare sich in den Merkmalen des Kopfes von *longifilis* unterscheiden, läßt sich nicht feststellen, da bei dem einzigen Exemplar dieser Art Rüssel, Maxillarpalpen und Fühler fehlen. Papillen sind auf den Geißelgliedern der Fühler nicht zu erkennen. Askoide glaube ich auf dem 6. und 7. Geißelglied des Exemplares Nr. C 29/2 mit Sicherheit zu erkennen. Es läßt sich aber nicht entscheiden, ob auf jedem dieser Glieder 1 oder 2 Askoide vorhanden sind. Auf der abgewandten Seite des Fühlers sind zwar an der gleichen Stelle, an der die oberen Askoide liegen, gewisse Strukturen vorhanden, die man als Askoide deuten könnte. Die Möglichkeit,

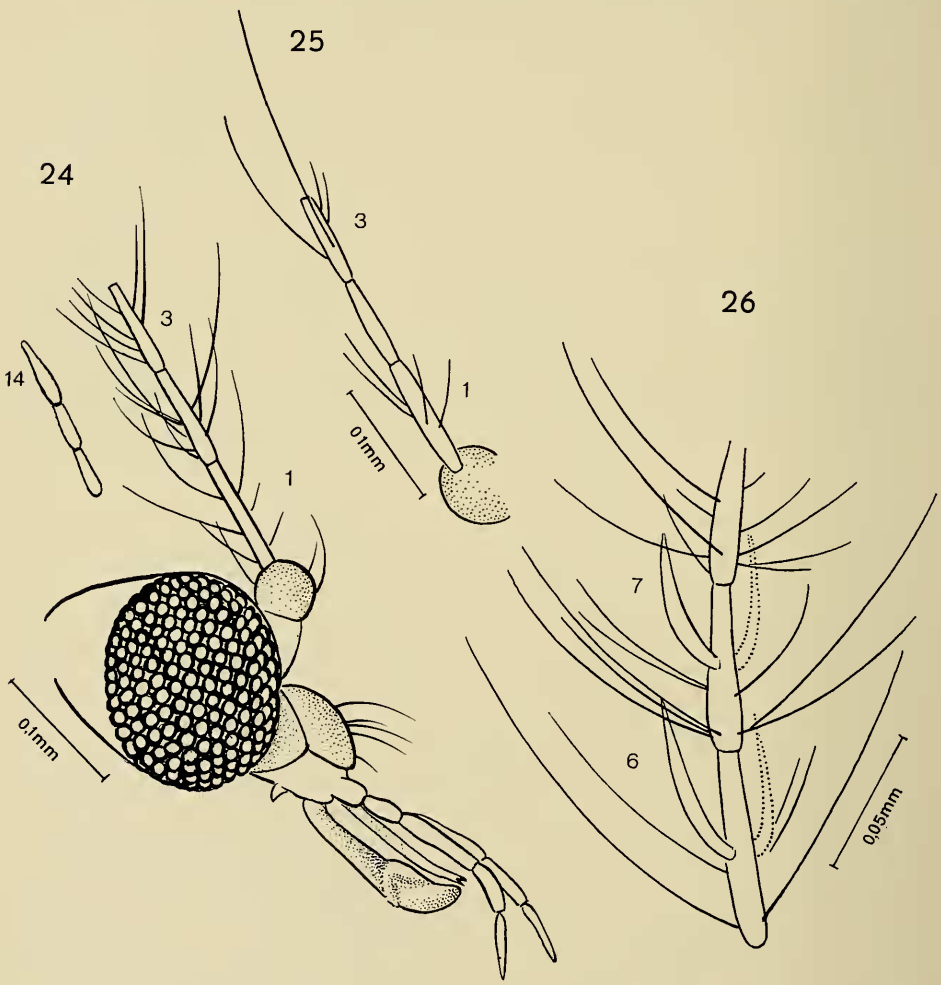


Abb. 24—26: Kopf und Fühlerglieder von *Phlebotomites brevifilis* n. sp. aus der unteren Kreide (Neokom) des Libanon. In Abb. 24 (Exemplar Nr. B 8/1) sind vom Fühler nur die basalen (bis zum 3. Geißelglied) und die 3 Endglieder der 14gliedrigen Geißel dargestellt. Abb. 25: Basalglieder der Fühlergeißel des Exemplares Nr. B 8/2 (gleicher Maßstab wie in Abb. 24). Abb. 26: 6. und 7. Geißelglied des Fühlers von Exemplar Nr. C 29/2 mit Askoiden. Ob die punktiert gezeichneten Askoide tatsächlich vorhanden sind, ist unsicher.

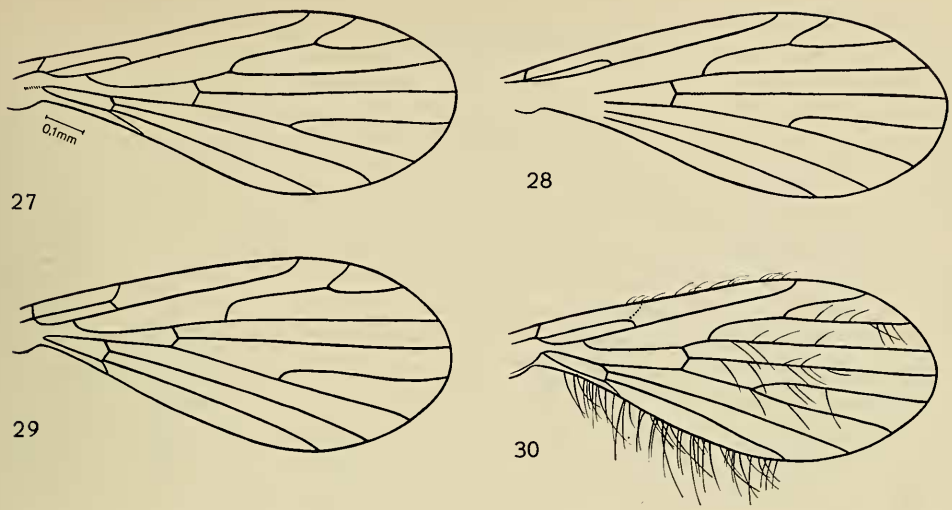


Abb. 27—30: Flügel von *Phlebotomites brevifilis* n. sp. (27: Exemplar Nr. C 29/8; 28: Exemplar Nr. B 8/1; 29: Exemplar Nr. B 8/2) und *P. longifilis* n. sp. (30: Holotypus), sämtlich aus der unteren Kreide (Neokom) des Libanon. Maßstab in allen 4 Abbildungen wie in Abb. 27 angegeben.

daß es sich um übereinandergelegte Borsten oder Unregelmäßigkeiten im Harz handelt, läßt sich aber nicht ausschließen. Die Punktierung in Abb. 26 soll nur andeuten, daß möglicherweise 2 Askoide pro Geißelglied vorhanden sind.

Ob auf dem Anepisternum Haargruppen vorhanden waren, läßt sich bei den 4 Exemplaren ebensowenig sagen wie beim Holotypus von *longifilis*.

Im Flügel ist die Gabel von R_{2+3} durchweg (Abb. 27—29) kürzer als beim Holotypus von *longifilis* (Abb. 30). Bei dem Exemplar Nr. C 29/2 fehlt allerdings die Flügelspitze, und die 3 anderen Exemplare zeigen geringfügige Unterschiede. Am kürzesten ist die Gabel bei dem Exemplar Nr. B 8/2. Hier (Abb. 29) ist auch der Ursprung von R_{2+3} am weitesten von der Gabelungsstelle R_4/R_5 entfernt, der Flügelabschnitt γ (nach der üblichen Terminologie) also am längsten. Da bei diesem Exemplar auch der in die Costa mündende Ast der Subcosta (Sc_1) im Gegensatz zu den anderen Exemplaren deutlich vorhanden ist, und da bei ihm auch die Penisfilamente besonders kurz zu sein scheinen (Abb. 35) ist es möglich, daß es zu einer besonderen Art gehört.

Das Hypopygium ist nicht bei allen Exemplaren gut zu erkennen, und die verschiedene Lage seiner Teile erschwert den Vergleich. Bei dem Exemplar Nr. C 29/2 fehlt auf beiden Seiten der Dististylus und bei C 29/8 ist keine gute Ansicht der Parameren, der Penisfilamente und der Seitenlappen des 9. Tergites zu gewinnen, wenn das Tier nicht durch Abschleifen beschädigt werden soll. In allen Fällen unterscheidet sich das Hypopygium (Abb. 33—37) von dem von *P. longifilis* (Abb. 21) aber durch die relativ kurzen Seitenlappen des 9. Tergites und die dichte Behaarung des Basistylus. Ein knopfförmiger Basalanhang mit Haarbüschel (wie bei manchen rezenten Arten) ist bei den Exemplaren von *brevifilis* ebensowenig vorhanden wie bei *longifilis*: die lange Behaarung ist etwa gleichmäßig verteilt. Bei den Exemplaren Nr. B 8/1 und B 8/2 ist auch deutlich zu erkennen, daß die Parameren anders geformt

und anders behaart sind als bei *longifilis* (Abb. 21). Die Penisfilamente sind kurz und gerade. Ob die geringfügigen Unterschiede zwischen B 8/1 und B 8/2 darauf beruhen, daß beide Exemplare zu verschiedenen Arten gehören oder ob sie zum Teil der individuellen Variabilität, zum Teil der Konservierung oder postmortalen Veränderungen zuzuschreiben sind, läßt sich nicht mit Sicherheit entscheiden. Immerhin sei darauf hingewiesen, daß das Exemplar Nr. B 8/2 auch im Flügelgeäder verhältnismäßig deutlich von den anderen Exemplaren abweicht.

In der Körpergröße besteht kein merklicher Unterschied zwischen den Exemplaren und dem Holotypus von *longifilis*. Von Längenangaben wurde hier abgesehen, da sich das Ausmaß von Schrumpfungen und Verzerrungen bei diesen sehr kleinen und zarten Tieren nicht genau abschätzen läßt. Die sichersten Anhaltspunkte für die Abschätzung der Körpergröße liefern die Flügel (Abb. 27—30; vergleiche auch die Habitusdarstellung, Abb. 23). Daraus geht immerhin hervor, daß alle Exemplare aus der Unterkreide sehr klein und nur mit den kleinsten rezenten Arten der Phlebotominae s. str. zu vergleichen sind. Die Arten der Gattung *Warileya*, mit denen sie in der Flügelform am meisten übereinstimmen, sind wesentlich größer.

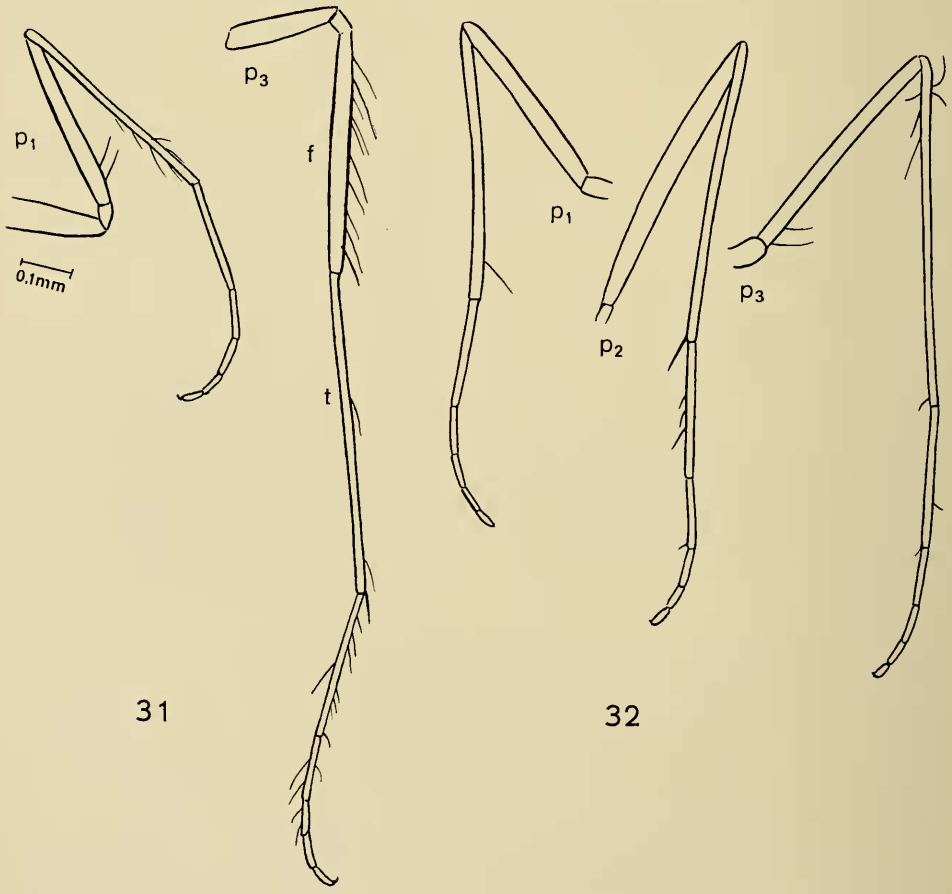


Abb. 31—32: Beine von *Phlebotomites brevifilis* n. sp. (31: p_1 und p_3 des Exemplares Nr. B 8/1; 32: p_1, p_2 und p_3 des Exemplares Nr. B 8/2). Maßstab in allen Teilabbildungen identisch.

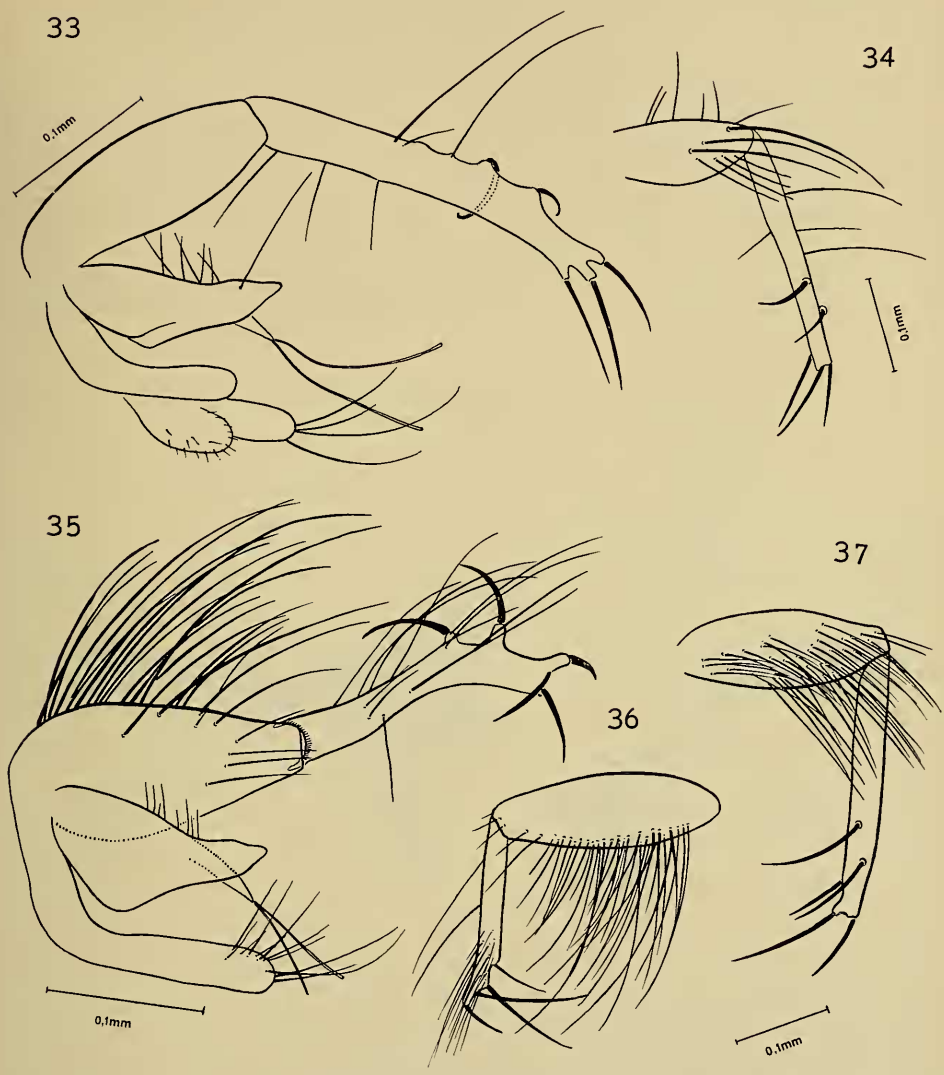


Abb. 33—37: Hypopygium des Männchens von *Phlebotomites brevifilis* n. sp. aus der unteren Kreide (Neokom) des Libanon. Dargestellt sind die Exemplare B 8/1 (Abb. 33—34) und B 8/2 (Abb. 35—37). In Abb. 33 liegen die Parameren und der Dististylus etwa in der Bildebene, der Basistylus ist perspektivisch etwas verkürzt. Nicht gezeichnet ist die Behaarung des Basistylus und des in der Bildebene gelegenen Lappens des 9. Tergites. Bei der langen Borste im zugespitzten Distalabschnitt der Paramere handelt es sich vielleicht um eine an anderer Stelle abgebrochene und verlagerte Borste. In Abb. 35 sind die Gonopoden verdreht, so daß sie mehr von der Dorsalseite zu sehen sind. Der Basistylus liegt ü b e r dem Basalabschnitt der Paramere. Deren Umriß ist trotzdem als geschlossene Linie gezeichnet. In Abb. 33 liegt der Dististylus genau in der Bildebene, der Basistylus ist perspektivisch verkürzt; in Abb. 35 liegt dagegen der Basistylus in der Bildebene. Vergrößerungsmaßstab in Abbildung 36 wie in Abb. 37 angegeben.

Ökologie. Mit Rücksicht auf den Wunsch, aus den Fossilienfunden auch einige Aufschlüsse über die ökologischen Verhältnisse im libanesischen Bernsteinwald während der Unterkreide zu gewinnen, sollen hier einige Angaben über die Lebensweise der rezenten Phlebotominae ihren Platz finden (vorwiegend nach den Angaben von THEODOR 1958).

Die rezenten Arten sind überwiegend in den Tropen und Subtropen verbreitet. Im Norden gehen sie nicht über die 10° Jahresisotherme hinaus (Abb. 38). Da der Fundort der Kreidefossilien im Verbreitungsgebiet der rezenten Arten liegt, kann auf etwa andersartige Klimaverhältnisse nicht geschlossen werden. Der Flug der rezenten Arten ist „meist kurz, sprunghaft und geräuschlos". Ihre Flugweite „ist sehr begrenzt, und im allgemeinen verbreiten sie sich von den Brutplätzen nur 100 bis 200 m". Da die Weibchen zur Reifung der Eier Wirbeltierblut (die ursprünglichen

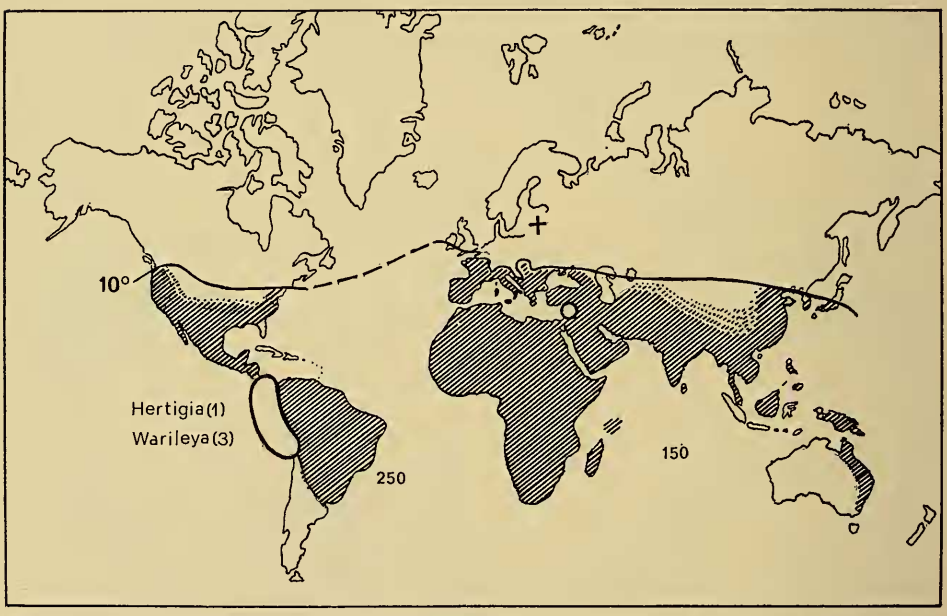


Abb. 38: Geographische Verbreitung der Phlebotominae. Eingezeichnet ist die 10°-Jahresisotherme, der die Nordgrenze der rezenten Arten ziemlich genau entspricht. Bisher sind etwa 150 alt- und 250 neuweltliche Arten bekannt. Der Kreis bezeichnet den Fundort der *Phlebotomites*-Arten aus der unteren Kreide (Neokom) des Libanon, das Kreuz den Fundort von *Phlebotomus tipuliformis* Meunier im Baltischen Bernstein.

Arten vermutlich Reptilienblut) unbedingt haben müssen, ist anzunehmen, daß Reptilien auch in unmittelbarer Nähe des Fundortes der libanesischen Unterkreide-Arten vorhanden waren. Zusätzlich nehmen die Weibchen auch Pflanzensäfte auf und ausschließlich gilt das wahrscheinlich für die Männchen, über deren Ernährungsweise aber nur sehr wenig bekannt ist. Die Lebensdauer der Männchen ist kurz, 3 bis 4 Tage. Die Imagines sind „nachts aktiv" und halten sich am Tage (abgesehen von menschlichen Bauten) in Felsen, Baumlöchern, Tierbauten usw. versteckt. „Im Süden halten sie sich am Tage in den Bodenspalten auf, in denen eine gleichförmige Temperatur (27°) und hohe Luftfeuchtigkeit herrscht."

„Die Larven, über deren Brutplätze besonders HANSON (1961) und QUATE & QUATE (1967) ausführliches berichten, entwickeln sich im Boden, oft in einer Tiefe von 20—30 cm", in Mauer- und Felsspalten, in Wirbeltierbauten, „wo immer Temperaturen und insbesondere hohe Feuchtigkeit günstige Bedingungen schaffen." „Im Süden entwickeln sie sich in dem System von tiefen Bodenspalten, das sich nach der Regenzeit im Boden bildet. Die Larven ernähren sich von im Boden vorhandenem organischem Material, verrotteten Blättern, toten Insekten, Exkrementen von Reptilien und Nagern usw. Sie brauchen Wasser in flüssiger Form, das jedoch kapillar gebunden sein kann. Ohne Wasser sterben sie bei 100 % Luftfeuchtigkeit. Sie nehmen Wasser mit dem Futter und durch die Körperoberfläche auf."

Alle diese Angaben dürften ohne wesentliche Änderungen auch auf die Arten aus der Unterkreide zu übertragen sein.

II. Ergänzende und kritische Bemerkungen zu den Fossilien aus dem Baltischen Bernstein

1. Unterfamilie Bruchomyiinae

Durch den Fund eines Vertreters der Phlebotominae in der unteren Kreide wird mittelbar aber mit Sicherheit bewiesen, daß in dieser Erdperiode auch die Bruchomyiinae, als Schwestergruppe der Phlebotominae, bereits gelebt haben müssen. Fossilien sind allerdings erst aus dem Baltischen Bernstein bekannt. Die Verkürzung des CuA_2 beweist (siehe dazu S. 7—8), daß sie tatsächlich, wie heute allgemein angenommen wird, zur Gattung *Nemopalpus* und nicht etwa in die Stammgruppe der gesamten Bruchomyiinae oder in die der Gattungen *Bruchomyia-Eutonnoiria* gehören.

Die mir vorliegenden Exemplare (siehe dazu S. 62) scheinen zu mindestens 2 stark voneinander abweichenden Arten zu gehören, obwohl sie alle von MEUNIER unter dem Namen *Palaeosycorax tertiariae* beschrieben wurden. Ob eine davon mit der von EDWARDS beschriebenen Art *molophilinus* identisch ist, kann ich nicht sagen.

Die bisher beschriebenen 20 rezenten Arten sind über alle Südkontinente verbreitet (Neuseeland: 1, Australien: 1, Hinterindien und Borneo: 3, Südafrika: 3, Kanarische Inseln: 1, Neotropis einschließlich Antillen: 3). STUCKENBERG (1962) hat das Verbreitungsbild analysiert und vermutet, daß die neotropische Artengruppe, die er sicher mit Recht für monophyletisch hält, aus der alten Welt nach Amerika gekommen ist. Bisher ist leider nicht bekannt, ob auch die altweltlichen Arten eine monophyletische Gruppe bilden. STUCKENBERG hat auf einen Unterschied hingewiesen, der in der Lage der Gonopoden zwischen den alt- und neuweltlichen Arten besteht:

„An additional feature of at least some of the Old World species is the arrangement of the genital forceps. In the South African species and *flavus* [Kanarische Inseln] the basistyles are inclined toward the proctiger (i. e. ventrally) and the dististyles are directed upwards; whereas in the New World species, the basistyle is inclined away from the proctiger, and the dististyles are directed downwards. A further difference which may prove constant is the considerable length of the ninth tergite in the male of the New World species, the proctiger exceeding the apex of the aedeagus and sometimes even the dististyles; in the South African species and *flavus* this tergite is very much shorter."

Die beschriebenen Unterschiede trennen aber nicht alle altweltlichen Arten von der neuweltlichen Gruppe. Mindestens bei *Nemopalpus zelandiae* Alexander ist das

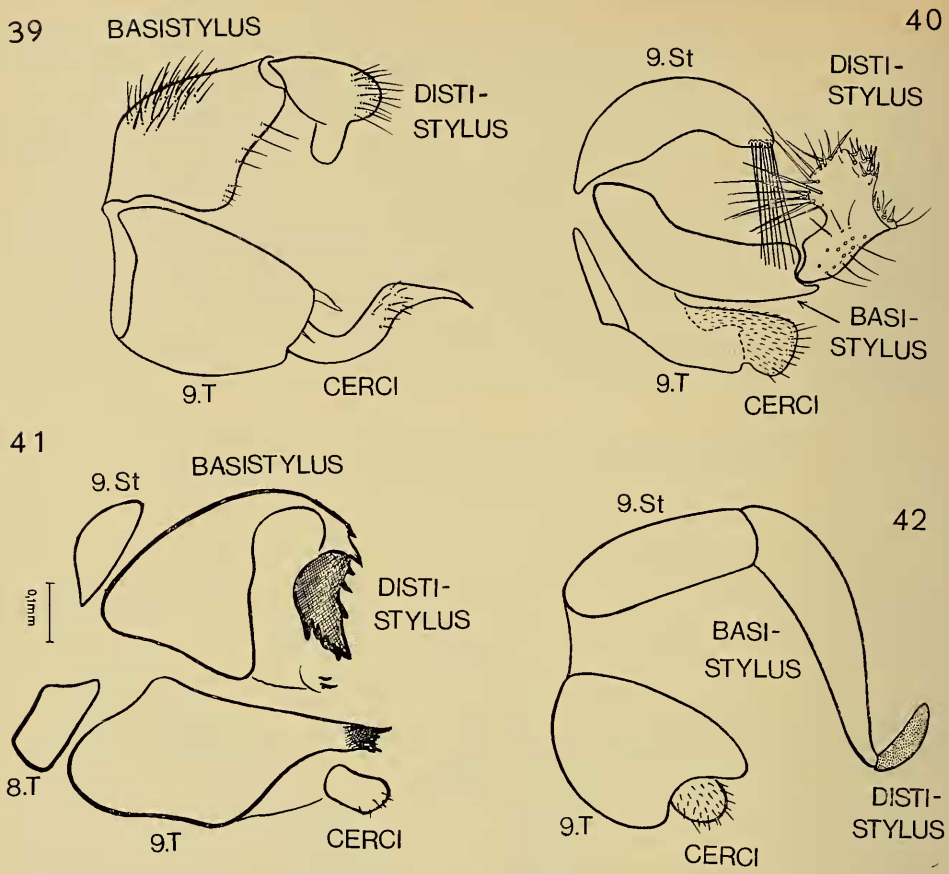


Abb. 39—42: Hypopygium der Männchen von *Nemopalpus zelandiae* Alexander (39: Neuseeland; vereinfacht nach TONNOIR 1940), *Nemopalpus flavus* Macquart (40: Kanarische Inseln; nach JUNG 1958), *Nemopalpus* spec. (41: Exemplar Nr. 3900 aus dem Baltischen Bernstein) und *Nemopalpus tertiariae* Meunier (42: Baltischer Bernstein). Abb. 42 schematisiert nach MEUNIER (1905) und nach den erhaltenen Syntypen (vgl. dazu Abb. 43—44). Die Abbildungen sollen vor allem die unterschiedliche Lage der Gonopoden (relativ zum 9. Tergit und zu den Cerci) zeigen.

9. Tergit des Männchens ebenfalls mächtig entwickelt (Abb. 39). Die Längsachse der Basistyli divergiert etwas mit der Längsachse des 9. Tergites und der Dististylus ist nach unten zum 9. Tergit und zu den Cerci hin gerichtet! Es ist möglich, daß wir in den Übereinstimmungen zwischen *N. zelandiae* und der neuweltlichen Artengruppe Synapomorphien sehen müssen.

Wahrscheinlich darf man in der Neigung des verhältnismäßig langen Basistylus der afrikanischen Arten in Richtung zum 9. Tergit hin auch nicht ohne weiteres ein plesiomorphes Merkmal (im Vergleich zu den neuweltlichen Arten und *N. zealandiae*) sehen. Die enorme Vergrößerung des 9. Sternites bei *N. flavus* (Kanarische Inseln; Abb. 40) spricht dafür, daß es bei der Kopulation mit den Gonopoden zusammen wirkt. Wir können deshalb annehmen, daß der erste Schritt in dieser Richtung bei den südafrikanischen Arten durch die Neigung des Basistylus in Richtung nach dem 9. Tergit schon eingeleitet ist (Abb. 10). Für diese Annahme spricht es

auch, daß bei einer der Arten aus dem Baltischen Bernstein (Exemplare Nr. Z 8907 und Nr. 9531, Abb. 42—44) Verhältnisse vorliegen, die als extreme Weiterbildung des Zustandes gedeutet werden, den Stuckenberg von den südafrikanischen Arten beschreibt: Das 9. Sternit ist hier in der Mitte tief ausgerandet. Die Basistyli sitzen an den Enden der Seitenlappen dieses Sternites und sind vertikal nach unten zum 9. Sternit und den Cerci hin gerichtet. Der Dististylus behält aber seine Richtung: er ist nicht zu dem verhältnismäßig kurzen 9. Tergit und zu den Cerci hin, sondern von diesen weg gerichtet.

Meunier (1905) hat offenbar die Teile des Hypopygiums dieser Art falsch gedeutet, getäuscht durch die verlängerten Seitenlappen des 9. Sternites. Was er (l. c. Fig. 4) als „a. Stipes" (gemeint ist der Basistylus = Gonocoxit der Gonopoden) bezeichnet, ist in Wirklichkeit einer der Seitenlappen des 9. Sternites. Der von ihm als „b. lacinia" (gemeint ist das Endglied der Gonopoden) bezeichnete Anhang, ist das Basalglied und dessen nach oben gerichteter, von Meunier nicht bezeichneter kurzer Anhang der Dististylus.

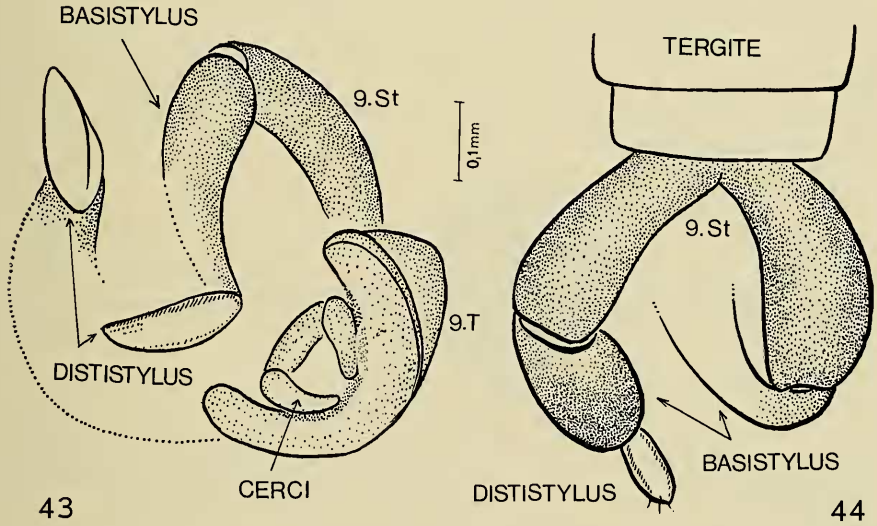


Abb. 43—44: Hypopygium von *Nemopalpus tertiariae* Meunier aus dem Baltischen Bernstein (Exemplar Nr. 8907). Abb. 43: Kaudalansicht, Abb. 44: Dorsalansicht praehypopygiale Tergite und 9. Sternit mit perspektivisch verkürzten Gonopoden).

Diese Struktur des Hypopygiums ist stark abgeleitet, aber in anderer Richtung als bei der rezenten Art *N. flavus* Macquart von den Kanarischen Inseln. Deshalb kann die Art aus dem Baltischen Bernstein nicht als Stammart der rezenten afrikanischen Arten angesehen werden. Sie ist aber offenbar mit diesen, die wenigstens zum Teil noch stärker plesiomorphe Merkmale besitzen, am nächsten verwandt.

Es ist nun von größtem Interesse, daß die 2. Art aus dem Baltischen Bernstein (Nr. 3900, Abb. 41) ein ganz anderes Hypopygium besitzt, das aber mit dem von *N. zelandiae* in bemerkenswerter Weise übereinstimmt: Das 9. Tergit und der Basistylus sind mächtig entwickelt, und der Dististylus ist nach dem 9. Tergit und nach

den Cerci hin gerichtet. Die Art gehört also offenbar einer ganz anderen Verwandtschaftsgruppe an als die zuerst beschriebene.

Die Tatsache, daß uns aus dem Baltischen Bernstein eine Art vorliegt, die in apomorphen Merkmalen mit einer rezenten Art aus Neuseeland und mit der neuweltlichen Artengruppe übereinstimmt, scheint mir für die Deutung des Verbreitungsbildes der Gattung *Nemopalpus* außerordentlich wichtig zu sein. Sie deutet darauf hin, daß die neotropischen Arten und die neuseeländische Art aus einer Stammgruppe abzuleiten sind, die ursprünglich auf den Nordkontinenten verbreitet war und von der uns in der Art aus dem Baltischen Bernstein (Exemplar Nr. 3900) noch ein Überrest vorliegt. Die heute in Südafrika und auf den Kanarischen Inseln verbreiteten Arten gehören einer anderen Verwandtschaftsgruppe an, die in der Entwicklung des Hypopygiums eine andere Richtung eingeschlagen hat. Zu dieser gehört auch die andere Art aus dem Baltischen Bernstein (Exemplare Nr. 8907 und 9531). Zwischen den beiden Verwandtschaftsgruppen kann nur ein Schwestergruppenverhältnis bestehen. Wie sich die 3 orientalischen Arten und die in Australien vorkommende Art in das Bild dieser skizzenhaften Arbeitshypothese einfügen lassen, läßt sich zur Zeit nicht klären, weil von allen diesen Arten bisher nur die Weibchen beschrieben sind. Mir scheint aber, daß Beziehungen dieser beiden Arten aus dem Baltischen Bernstein zu verschiedenen rezenten Teilgruppen der Gattung *Nemopalpus* die Annahme einer Ausbreitung dieser Gattung über eine direkte trans-südatlantische Landverbindung (auch im Sinne der Kontinentaldrift-Theorie) zwischen Afrika und Südamerika ganz unwahrscheinlich machen.

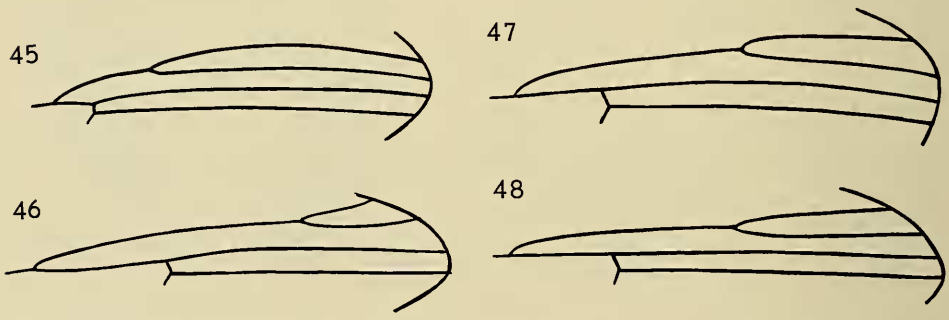


Abb. 45—48: Radialsektor des Flügels von *Nemopalpus flavus* Macquart (45: Kanarische Inseln; nach JUNG 1958), *N. dampfianus* Alexander (46: Mexiko; nach FAIRCHILD 1952), *Nemopalpus* spec. (47: Exemplar Nr. 3900 aus dem Baltischen Bernstein) und *Nemopalpus tertiariae* Meunier (48: Exemplar Nr. 9531 aus dem Baltischen Bernstein).

STUCKENBERG (1962) weist mit FAIRCHILD auch darauf hin, daß bei den neotropischen Arten (Abb. 46) R_2 sehr viel kürzer ist als bei den altweltlichen Arten. Das ist sehr wahrscheinlich ein weiteres apomorphes Merkmal dieser monophyletischen Gruppe. Bei den Exemplaren aus dem Baltischen Bernstein ist die Länge von R_2 wenig verschieden. Bei allen (Abb. 47, 48) ist diese Längsader kürzer als bei manchen rezenten altweltlichen Arten (Abb. 45), aber nicht oder nicht wesentlich kürzer als bei anderen. Wahrscheinlich wird man auf dieses Merkmal nicht allzuviel Gewicht legen dürfen.

2. Unterfamilie Phlebotominae

Die Existenz der Unterfamilie in der Unteren Kreide wird durch die Fossilien aus dem Libanon (siehe S. 39) mit aller Sicherheit bewiesen. Es läßt sich aber nicht sicher entscheiden, ob diese Fossilien noch in die Stammgruppe der Phlebotominae oder schon in die Stammgruppe der Phlebotominae s. str. gehören.

Phlebotomus tipuliformis Meunier aus dem Baltischen Bernstein gehört dagegen ohne Zweifel zu den Phlebotominae s. str., vielleicht sogar in eine engere Teilgruppe der altweltlichen Gattung *Phlebotomus* (sensu Theodor). Das entscheidende konstitutive Merkmal dieser Gattung (siehe darüber S. 24), die Reduktion der Cibarialbewaffnung, ist allerdings bei den Syntypen nicht erkennbar, und dasselbe gilt für den Bau der Spermatheken. Nach der Form der Narben zu urteilen muß die Behaarung der Abdominalbehaarung (von der im übrigen nur vereinzelte Haare vorhanden sind) aufrecht gewesen sein. Das aber ist wahrscheinlich ein plesiomorphes

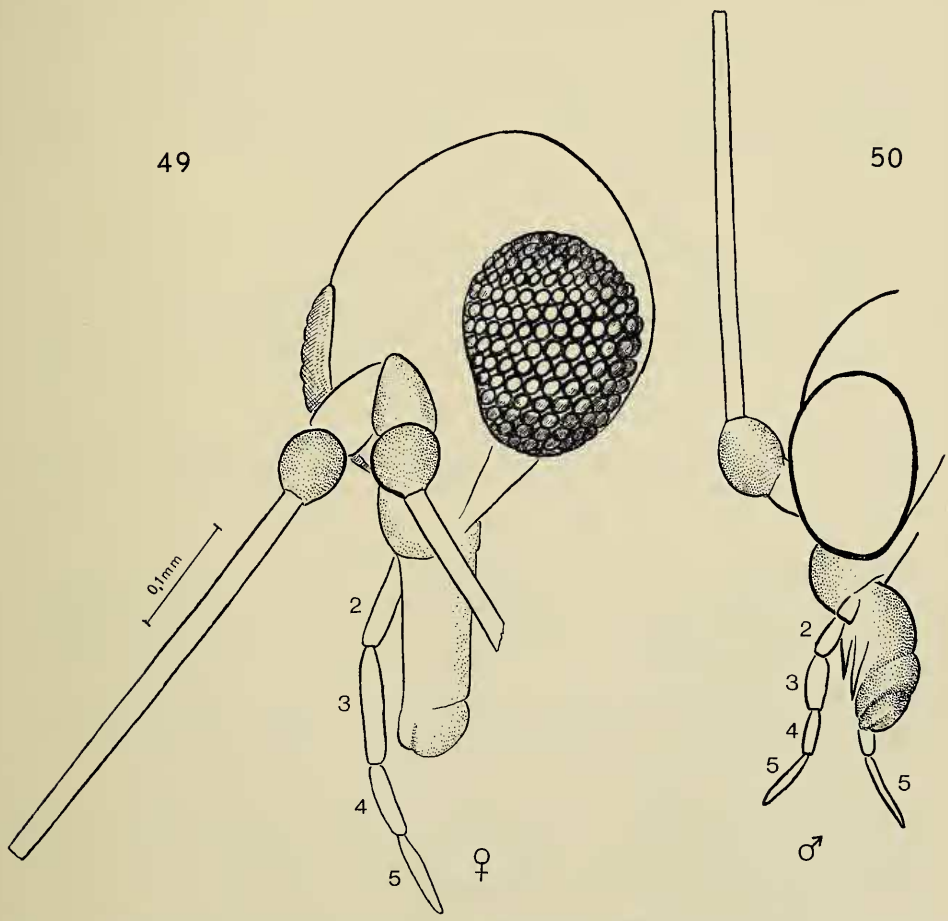


Abb. 49—50: Kopf der Syntypen von *Phlebotomus tipuliformis* Meunier aus dem Baltischen Bernstein. Beide Zeichnungen sind so angelegt, daß das 1. Geißelglied der Fühler und die Maxillarpalpen etwa in der Bildebene liegen. Das Endglied des linken Maxillarpalpus des Männchens ist persepktivisch leicht verkürzt. Maßstab in beiden Abbildungen identisch.

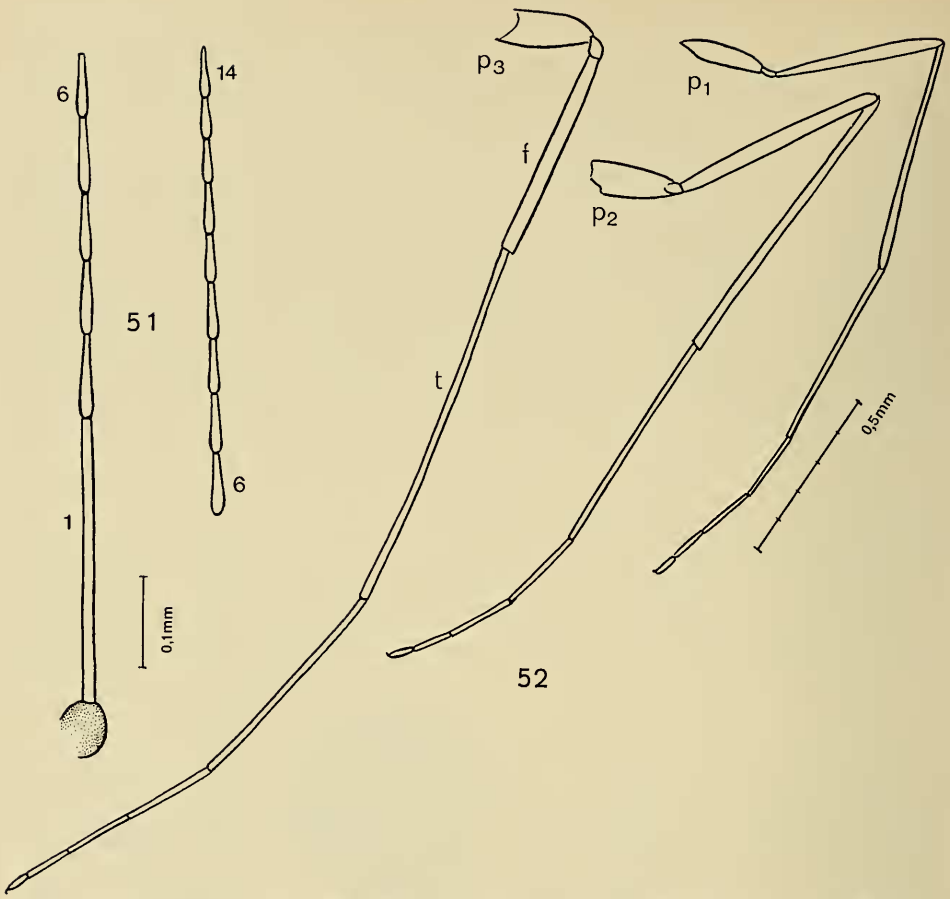


Abb. 51—52: Fühlergeißel (51) und die 3 Beine der rechten Körperseite (52) des Männchens von *Phlebotomus tipuliformis* Meunier aus dem Baltischen Bernstein.

Merkmal. Die Übereinstimmung mit der rezenten Gattung *Phlebotomus* wäre als Symplesiomorphie zu deuten und könnte die Zugehörigkeit zu dieser Gattung nicht beweisen. Von den Askoiden ist leider nur ein einziges (auf dem 1. Geißelglied der Fühler) zu erkennen. Die Anordnung der Dornen auf dem Dististylus schließt aber die Zugehörigkeit der fossilen Art zu der Gattung *Sergentomyia* wohl sicher aus. Meunier erwähnt in seiner Beschreibung zwar nur 3 Borsten, beim männlichen Syntypus sind aber 4 Borsten mit Sicherheit zu erkennen (Abb. 54—56, 60).

Leider sind die einzelnen Teile des Hypopygiums so gelagert, daß eine klare Profilansicht nicht zu gewinnen ist. Besonders die tatsächliche Form der sogenannten „Parameren" ist nicht leicht zu erkennen. Durch eine Luftschicht, die sie überzieht, vielleicht auch infolge von Quellung erscheinen sie sehr wahrscheinlich plumper als sie im Leben waren, und sie sind auch etwas ventralwärts verbogen. Deutlich zu erkennen ist aber eine leichte Dreilappigkeit, die man auch in Meuniers Zeichnung erkennen kann, und die möglicherweise auf nähere Verwandtschaft mit einer engeren Teilgruppe der Gattung *Phlebotomus* (sensu Theodor) hinweist.

Bei der ganz überwiegenden Mehrzahl der Phlebotominae (und auch bei den Fossilien aus der unteren Kreide) sind die „Parameren" einfach (Abb. 16). Dreilappig sind sie nur bei den Arten der „Untergattungen" *Euphlebotomus* (4 Arten; Abb. 57), *Anaphlebotomus* (3 Arten); Abb. 58) und *Phlebotomus* s. str. (3 Arten; Abb. 59). Die einzelnen Lappen der Parameren dieser Arten stimmen so auffällig miteinander überein, daß ich in dieser Übereinstimmung ein sicheres synapomorphes Merkmal sehen möchte. Am wenigsten deutlich ist die Übereinstimmung bei der Untergattung *Phlebotomus* s. str. Nach den Zeichnungen von Theodor scheint es mir, daß die Lappen 2 und 3 hier nach oben verdreht sind und infolgedessen nicht mehr unter, sondern über dem Lappen 1 liegen (Abb. 59). Sollte eine genauere Prüfung diese Annahme bestätigen, dann wäre es geboten, die 3 genannten „Untergattungen" unter einem gemeinsamen Namen zusammenzufassen.

Es ist natürlich nicht ganz sicher, ob man die 3 nur undeutlich erkennbaren Lappen an den Parameren von *P. tipuliformis* (Abb. 60) aus dem Baltischen Bernstein mit den 3 Paramerenlappen der „Untergattungen" *Euphlebotomus, Anaphlebotomus* und *Phlebotomus* identifizieren darf. Unterstützt wird diese Annahme aber vielleicht durch das Vorhandensein von 2 langen, kräftigen Borsten am Ende der Seitenlappen des 9. Tergites (Abb. 56). Theodor (1948) erwähnt ein entsprechendes Merkmal („Lateral lobes with short spines at tip") zwar nur bei der Untergattung *Phlebotomus* s. str. Es ist aber vielleicht kein Zufall, daß er einige lange Borsten an den Seiten-

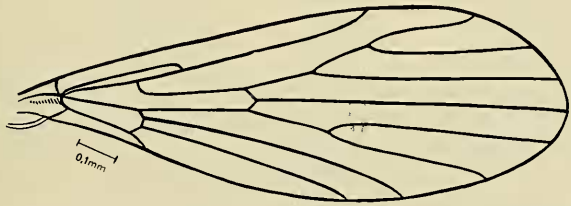


Abb. 53: Flügel des Männchens von *Phlebotomus tipuliformis* Meunier aus dem Baltischen Bernstein.

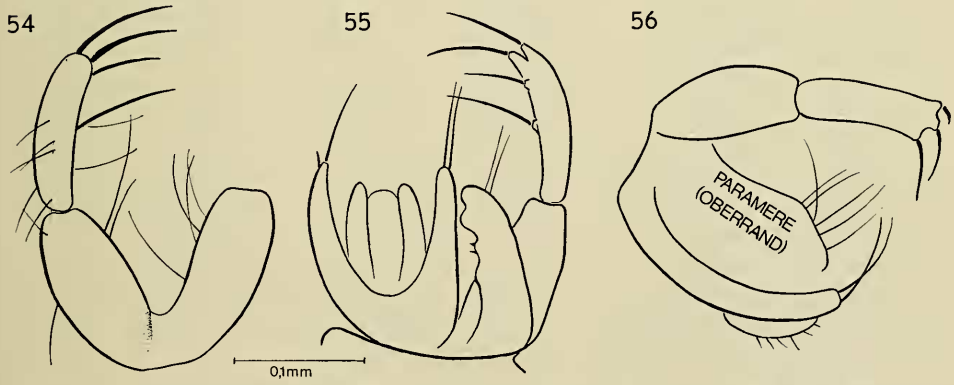


Abb. 54—56: *Hypopygium des Männchens* von *Phlebotomus tipuliformis* Meunier aus dem Baltischen Bernstein. Abb. 54: Aufsicht auf Basi- und Dististylus (dieser in Bildebene), Abb. 55: Schrägaufsicht auf das 9. Tergit und die Cerci (Paramere etwa in Bildebene), Abb. 56: Seitenansicht (Seitenlappen des 9. Tergites in Bildebene).

lappen des 9. Tergites auch bei *Euphlebotomus* und *Anaphlebotomus* zeichnet. Die kurze und dornenartige Struktur der Borsten bei *Phlebotomus* s. str. ist nicht verwunderlich, denn bei dieser „Untergattung" sind auch die Dornen des stark verlängerten, zylindrischen Dististylus kurz und die Terminaldornen sogar (nach THEODOR) spatelförmig wie (nach den Zeichnungen von ABONNENC & MINTER 1965) übrigens z. T. auch die Terminaldornen der Seitenlappen des 9. Tergites.

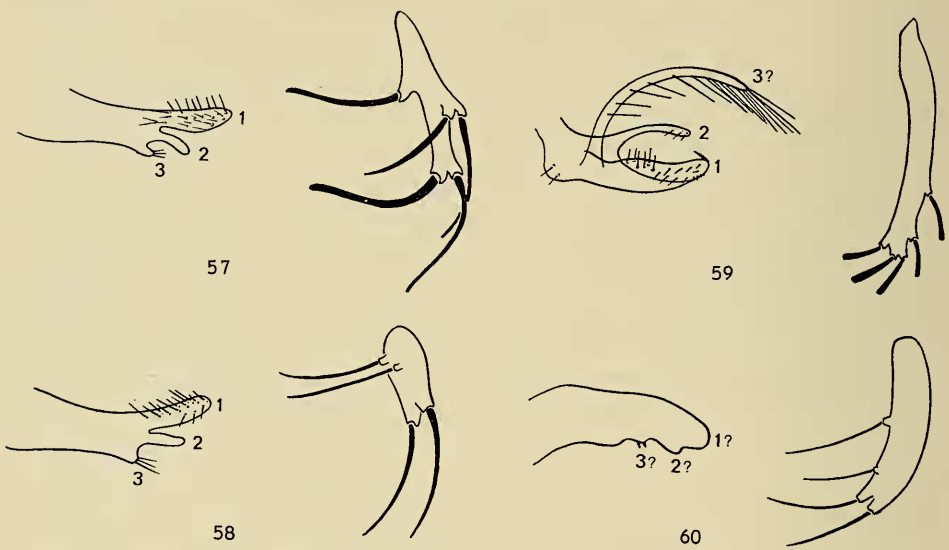


Abb. 57—60: Parameren und Dististyli von *Phlebotomus* (*Euphlebotomus*) *argentipes* Annandale & Brunetti (57: nach THEODOR 1948), *P.* (*Anaphlebotomus*) *stantoni* Newstead (58; nach RAYNAL aus THEODOR 1948), *P.* (*Phlebotomus*) *bergerothi* Parrot (59; nach THEODOR 1958) und *P. tipuliformis* Meunier (60: Baltischer Bernstein).

Von den 3 „Untergattungen" *Phlebotomus* s. str., *Euphlebotomus* und *Anaphlebotomus* kommt nur die zuerst genannte mit einer Art (*P. papatasii*) auch in Europa (Mittelmeergebiet) vor. Zu dieser und zu der ganzen Untergattung *Phlebotomus* s. str. hat *P. tipuliformis* aus dem Baltischen Bernstein zweifellos keine engeren Verwandtschaftsbeziehungen. *Euphlebotomus* und *Anaphlebotomus* sind mit zusammen etwa 7 Arten in der orientalischen Region (ostwärts bis zu den Philippinen und Indochina, nordwärts bis Kiangsu in China) und in Afrika (Sudan, Kongo) verbreitet. Das würde mit der allgemeinen Erfahrung, daß die meisten Verwandten der im Baltischen Bernstein gefundenen Dipteren heute oft in der orientalischen Region (bzw. in Ostasien) und in Afrika verbreitet sind, im Einklang stehen. Die Frage, ob das Vorhandensein von nur 4 Dornen auf dem Dististylus (der 5. Dorn offenbar reduziert) bei *P. tipuliformis* auf nähere Verwandtschaft mit der Untergattung *Anaphlebotomus* (3 Arten in Indochina, Malaya, Indien, Sudan und Kongo nach THEODOR 1948; Abb. 58) hinweisen könnte, möchte ich offen lassen.

Wenn sich die hier vorgebrachte Hypothese, nach der *P. tipuliformis* aus dem Baltischen Bernstein zu einer engeren Teilgruppe (etwa 10 rezente) Arten der altweltlichen Gattung *Phlebotomus* (sensu THEODOR, etwa 45 Arten) gehört, bestätigen sollte, dann müßte man schließen, daß die Aufspaltung der Phlebotominae s. str.

zur Bernsteinzeit (d. h. im oberen Eozän) schon recht weit fortgeschritten war. Bei dem durch die Kreidefossilien bewiesenen hohen Alter der Unterfamilie Phlebotominae, ist das sehr wahrscheinlich. Man müßte weiterhin schließen, daß die Blutspender der fossilen Art *tipuliformis* Säugetiere und nicht Reptilien gewesen sind.

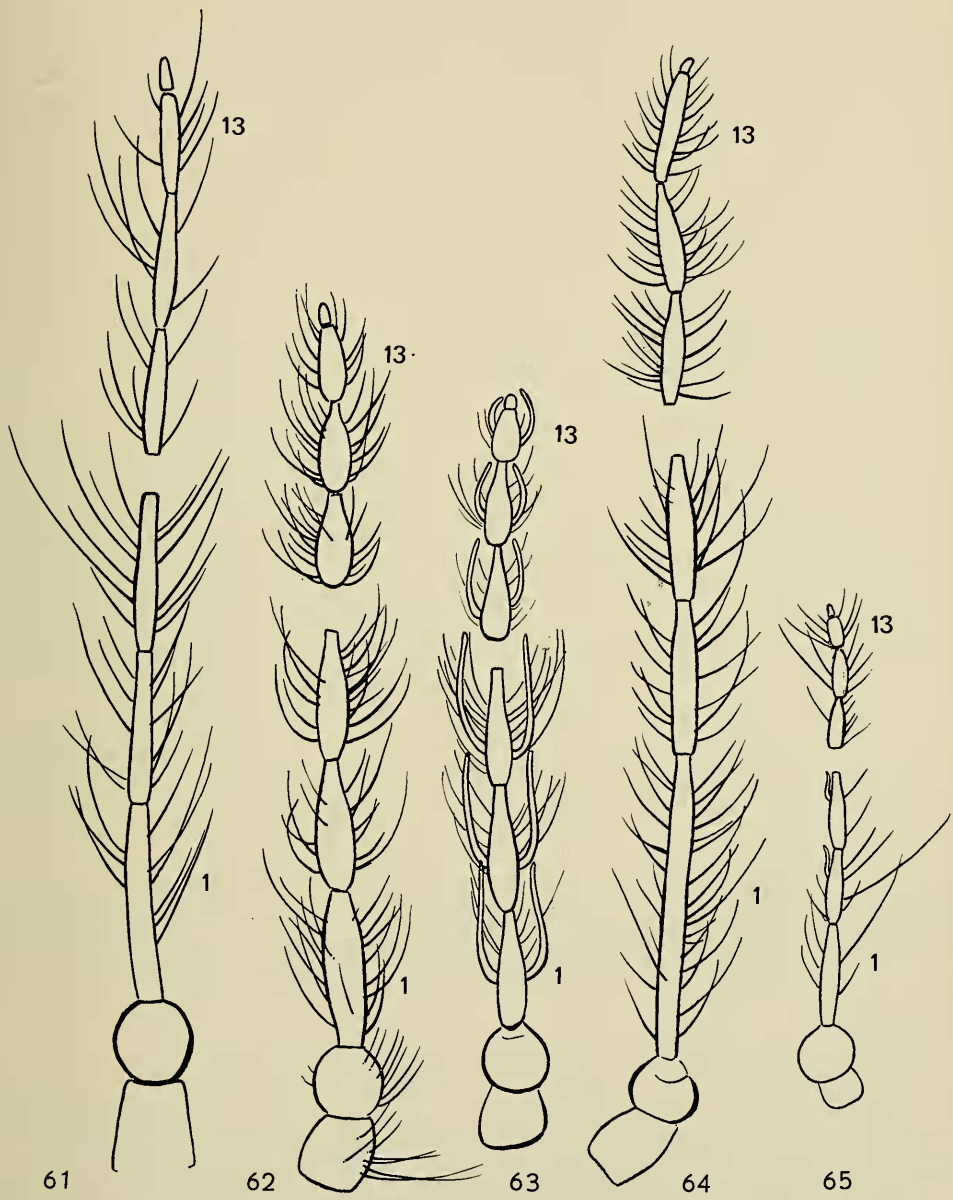


Abb. 61—65: Fühler von *Eatonisca tertiaria* Meunier (61: Holotypus), *Trichomyia formosula* Meunier (62: ♂ Nr. 9384), *Trichomyia longicornis* Loew (63: ♂ Nr. 2310), *Posthon tumultuosus* Meunier (64: ♂ Nr. 7744) und *Sycorax prompta* Meunier (65: ♀ Nr. 9489). Sämtlich aus dem Baltischen Bernstein.

Die Nordgrenze des Verbreitungsgebietes der rezenten Phlebotominae folgt auf allen Kontinenten sehr genau der 10° Jahresisotherme (Abb. 38). Aus dem Vorkommen einer Art im Baltischen Bernstein können wir daher mit großer Sicherheit schließen, daß diese Isotherme im oberen Eocän nicht südlicher als im südlichen Skandinavien verlaufen ist.

Jünger als die Fossilien aus dem Baltischen Bernstein ist „*Phlebotomus*" *paternus* Quate aus dem miozänen Chiapas-Bernstein von Mexiko. Nach Quate (1963) gehört diese Art in die noch heute im gleichen Gebiet vorkommende *vexator*-Gruppe, also eine verhältnismäßig untergeordnete Teilgruppe der neuweltlichen Phlebotominae s. str. (siehe auch S. 62).

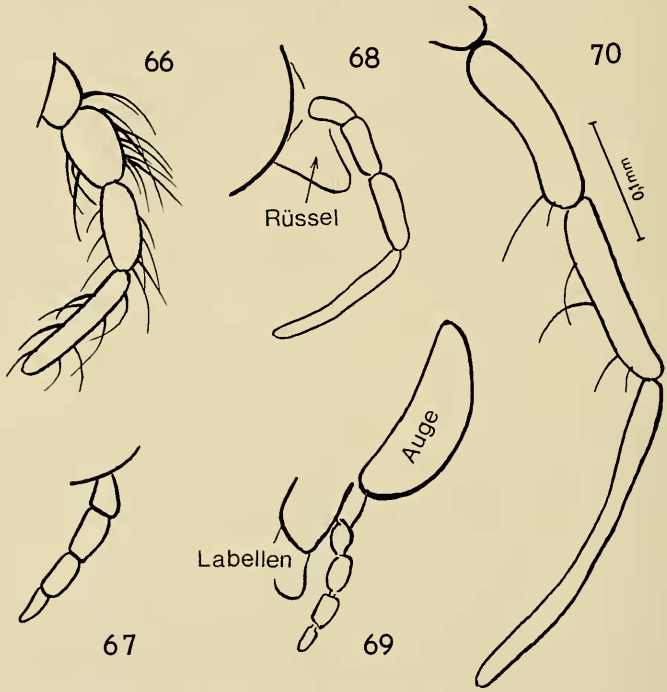


Abb. 66—70: Maxillarpalpen von *Trichomyia formosula* Meunier (66: ♂ Nr. 9384), *Trichomyia longicornis* Loew (67: ♂ Nr. 2310), *Posthon tumultuosus* Meunier (68: ♂ Nr. 7744), *Sycorax prompta* Meunier (69: ♀ Nr. 9489) und *Eatonisca tertiaria* Meunier (70: Holotypus; die ganz abweichende Darstellung von Meunier ist zweifellos falsch!). Sämtlich aus dem Baltischen Bernstein.

3. Unterfamilie Trichomyiinae

Die ältesten zu dieser Gruppe gehörenden Fossilien sind aus dem Baltischen Bernstein bekannt. Wie die folgende Übersicht zeigt, gehören sogar die meisten aus dem Baltischen Bernstein beschriebenen Psychodidae hierher. In der Übersicht ist die Zahl der Exemplare genannt, die in Meuniers Arbeiten für die Gattungen der Psychodidae genannt werden.

Bruchomyiinae:	*Nemopalpus*	6
Phlebotominae:	*Phlebotomus*	2

Trichomyiinae:	*Trichomyia*	108
„ :	*Posthon*	6
„ :	*Sycorax*	5
„ :	*Eatonisca*	1
Psychodinae:	„*Pericoma*“	20
„ :	„*Psychoda*“	2

Fossilien, die mit der rezenten Gattung *Horaiella* (3 Arten im Himalaya) am nächsten verwandt sein könnten, sind aus dem Baltischen Bernstein nicht bekannt.

In der Gattung *Sycorax* beschrieb Meunier 2 Arten. Von diesen stimmt die eine (*S. prompta*) in allen abgeleiteten Merkmalen mit der rezenten Gattung *Sycorax* überein: CuA_2 ist verkürzt (Abb. 76); das Hypopygium (Abb. 79) ist nicht um 180° gedreht (kein Hypopygium inversum vorhanden); die mit 1 langen und kräftigen Enddorn versehenen Dististyli sind nach den Cerci hin gerichtet; deutliche „Parameren“ sind vorhanden.

Die andere Art (*tumultuosa*) stimmt mit *Sycorax* zwar in der Verkürzung von CuA_2 überein (Abb. 75). In anderen Merkmalen aber ist sie ursprünglicher als alle bekannten Arten dieser Gattung (einschließlich *S. prompta* aus dem Baltischen Bernstein): ein typisches Hypopygium inversum ist vorhanden (Abb. 77); der Dististylus ist nach dem 9. Sternit hin gerichtet, und trägt mehrere Dornen, von denen der terminale allerdings am meisten auffällt; „Parameren“ sind nicht zu erkennen; der Ursprung von R_{2+3} ist weniger weit in Richtung nach der Flügelspitze hin verschoben: er liegt vor der Gabelstelle von M_1/M_2 (Abb. 75); das 5. Glied der Maxillarpalpen (Abb. 68) ist wesentlich länger; der Scapus ist verhältnismäßig groß; die Fühler sind länger, die einzelnen Geißelglieder weniger verkürzt und das 1. Geißelglied ist zylindrisch (Abb. 64). Es ist allerdings nicht ganz sicher, ob sich die Fühler wirklich wesentlich von a l l e n rezenten *Sycorax*-Arten unterscheiden; mindestens bei *S. chilensis* ist das 1. Geißelglied ebenfalls zylindrisch.

Ich möchte für diese Art (*tumultuosus*) den Gattungsnamen *Posthon* verwenden, der heute allgemein als Synonym zu *Sycorax* gestellt wird. Loew (1845, 1850) unterscheidet die Gattung *Posthon* (mit der einzigen Art *gracilis* Loew aus dem Baltischen Bernstein) nur mit wenigen Worten von *Phalaenomyia* und *Diplonema* (beide = *Trichomyia*): „viel schlankerer Bau aller Körperteile“ und „ganz fadenförmige Fühler“ (1850; „schlankzylindrische Glieder“: 1845). Das kann sich schwerlich auf die einzige bisher aus dem Baltischen Bernstein bekannte echte *Sycorax*-Art (*prompta*, siehe oben) beziehen, wohl aber durchaus auf „*Sycorax tumultuosa* Meunier“, auf die wohl auch der ältere Name *Posthon gracilis* Loew zu beziehen ist.

Posthon tumultuosus ist als überlebender „Seitenzweig“ aus der Stammgruppe der Gattung *Sycorax* anzusehen, der noch zur Bernsteinzeit neben mindestens einem Vertreter dieser Gattung (*Sycorax prompta*) lebte, später aber ohne Nachkommen ausgestorben ist.

Die Gattung *Sycorax* selbst hat mit 15 beschriebenen rezenten Arten eine sehr disjunkte Verbreitung. Sie ist bekannt aus Europa (4 Arten), Japan (1), Ostafrika (1), Malaya (1), Australien (1), Neuseeland (4), Südchile (1) und Brasilien (2). Im Gegensatz zu der nahe verwandten Gattung *Trichomyia* fehlt *Sycorax* auf ozeanischen Inseln (Quate 1961a). Besonders interessant ist auch ihr Fehlen in Nordamerika. Quate (1961a) meint dazu: „Absence of *Sycorax* from North America must be due

to extinction there, since the genus is now both in Europe and South America and it must have reached South America from Europe (or vice versa) via North America." Die Möglichkeit einer transantarktischen Ausbreitung darf aber nicht außer Acht gelassen werden, weil auch bei 2 kleinen Teilgruppen der Psychodinae (siehe S. 61) einige Gründe für die Annahme transantarktischer Ausbreitung sprechen könnten. Für die Entscheidung dieser Frage könnte sich die Untersuchung der Verwandtschaftsbeziehungen der aus dem Baltischen Bernstein beschriebenen Art (*S. prompta*) als wichtig erweisen.

Die Gattung *Trichomyia* ist mit 36 bisher beschriebenen rezenten Arten in allen tiergeographischen Regionen verbreitet. Ihr Vorkommen auf ozeanischen Inseln, darunter Micronesien und Hawaii, spricht dafür, daß die Arten verhältnismäßig leicht auch über See verbreitet werden können. Vielleicht hängt das mit dem Vorkommen der Larven im Holz zusammen.

Die Gattung ist mindestens darin ursprünglicher als die Gattungen *Sycorax* und *Posthon*, daß CuA_2 nicht verkürzt ist (Abb. 73, 74). Diese Längsader ist vielmehr ebenso lang wie bei den Psychodinae. Das entspricht wohl dem Grundplan der Psychodidae. Als einziges apomorphes Merkmal kann die Verkürzung der vorderen Basalzelle genannt werden. Der Ursprung von R_5 und die vordere Querader (*ta*, *r-m*-Querader) sind infolgedessen nahe an den Ursprung des Radialsektors herangerückt.

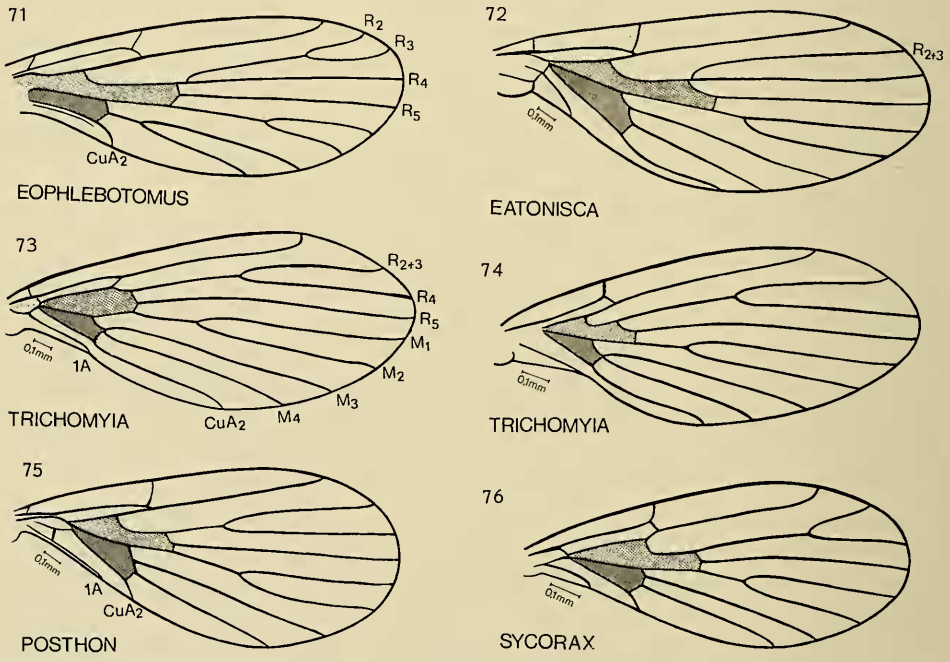


Abb. 71—76: Flügel von *Eophlebotomus connectens* Cockerell (71; nach EDWARDS 1929), *Eatonisca tertiaria* Meunier (72: Holotypus), *Trichomyia formosula* Meunier (73: ♂ Nr. 3857), *Trichomyia longicornis* Loew (74: ♂ Nr. 2310), *Posthon tumultuosus* Meunier (75: ♂ Nr. 7744) und *Sycorax prompta* Meunier (76: ♂ Nr. 2276). *Eophlebotomus* (Abb. 71) stammt aus dem Burmesischen, alle übrigen Arten aus dem Baltischen Bernstein. Zu Abb. 71 und 72 vergleiche auch Abb. 17—18. In allen Abbildungen ist die vordere Basalzelle weitläufig, die hintere Basalzelle dicht schraffiert.

Darin unterscheiden sich alle bekannten rezenten und fossilen Arten von denen der *Sycorax*-Gruppe (Gattungen *Posthon* und *Sycorax*), bei denen die vordere Basalzelle noch verhältnismäßig lang ist (Abb. 75, 76).

Fossile Arten aus dem Baltischen Bernstein wurden von Loew unter den Gattungsnamen *Phalaenomyia* und *Diplonema* beschrieben. Beide Namen gelten heute (und schon bei Meunier 1905) als Synonyma von *Trichomyia*.

Der bisher einzige Versuch einer systematischen Gliederung der Gattung *Trichomyia* stammt von Duckhouse (1965). Von den beiden Gruppen, die er unterscheidet, scheint mir die Gruppe B mit großer Wahrscheinlichkeit tatsächlich eine monophyletische Gruppe zu sein. Zu ihr gehören nach Duckhouse die meisten rezenten Arten, und die von ihm angegebenen Merkmale scheinen tatsächlich meist Apomorphien zu sein, wenn er auch das Vorhandensein einiger von ihnen durch Bemerkungen wie „usually", „often" einschränkt. Über die „Gruppe A" schreibt Duckhouse dagegen „The morphology of these species is primitive compared with that of Group B species and closer to that of *Sycorax* and *Nemopalpus*." Das ist verdächtig und man muß deshalb die Möglichkeit in Betracht ziehen, daß „Gruppe A" eine nur durch Symplesiomorphien ausgezeichnete paraphyletische Gruppe darstellt. Besonders auffällig in der Gruppe B sind die langen, derben, schlauchförmigen Askoide, die in ähnlicher Form sonst nur noch bei Psychodinae vorkommen. Gleichartige Askoide besitzt auch die paläarktische Art *T. urbica*, die Duckhouse aber zur „Gruppe A" stellt. Sollte dieses Merkmal nicht darauf hindeuten, daß wenigstens diese Art mit der Gruppe B näher verwandt ist, wenn sie auch deren andere abgeleitete Merkmale noch nicht besitzt?

Unter den Fossilien aus dem Baltischen Bernstein sind lange, schlauchförmige Askoide nur bei den 2 Arten vorhanden, die Meunier (mit Loew) unter dem Gattungsnamen *Diplonema* zusammenfaßt (Abb. 63). Wahrscheinlich sind sie am nächsten verwandt mit den rezenten Arten, die Duckhouse in seiner Gruppe B vereinigt. Bei den 8 Arten, die Meunier unter dem Gattungsnamen *Trichomyia* beschrieb, sind Askoide nicht erkennbar. Für diese Arten hatte Loew offenbar den Namen *Phalaenomyia*

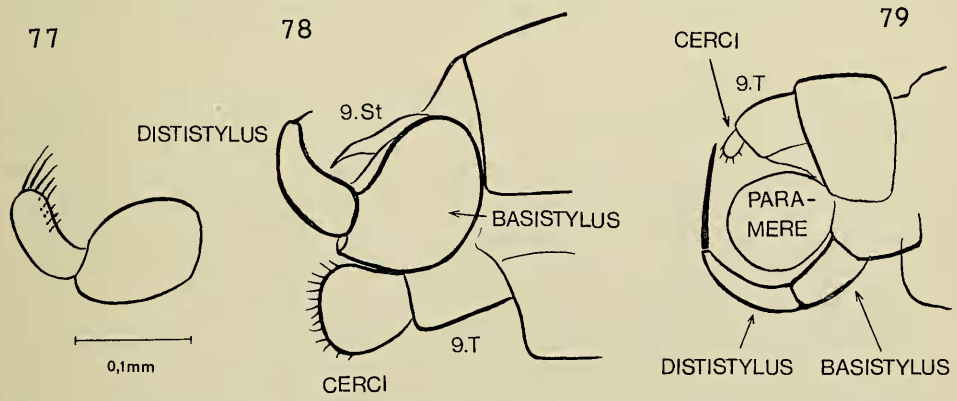


Abb. 77—79: Hypopygium der Männchen von *Posthon tumultuosus* Meunier (77: Basi- und Dististylus des Exemplares Nr. 8938; 78: Exemplar Nr. 9016) und *Sycorax prompta* Meunier (79: Exemplar Nr. 2276; Exemplar Nr. 2939 und Nr. 1982 anscheinend nicht merklich verschieden). Maßstab in allen Abbildungen wie in Abb. 77 angegeben.

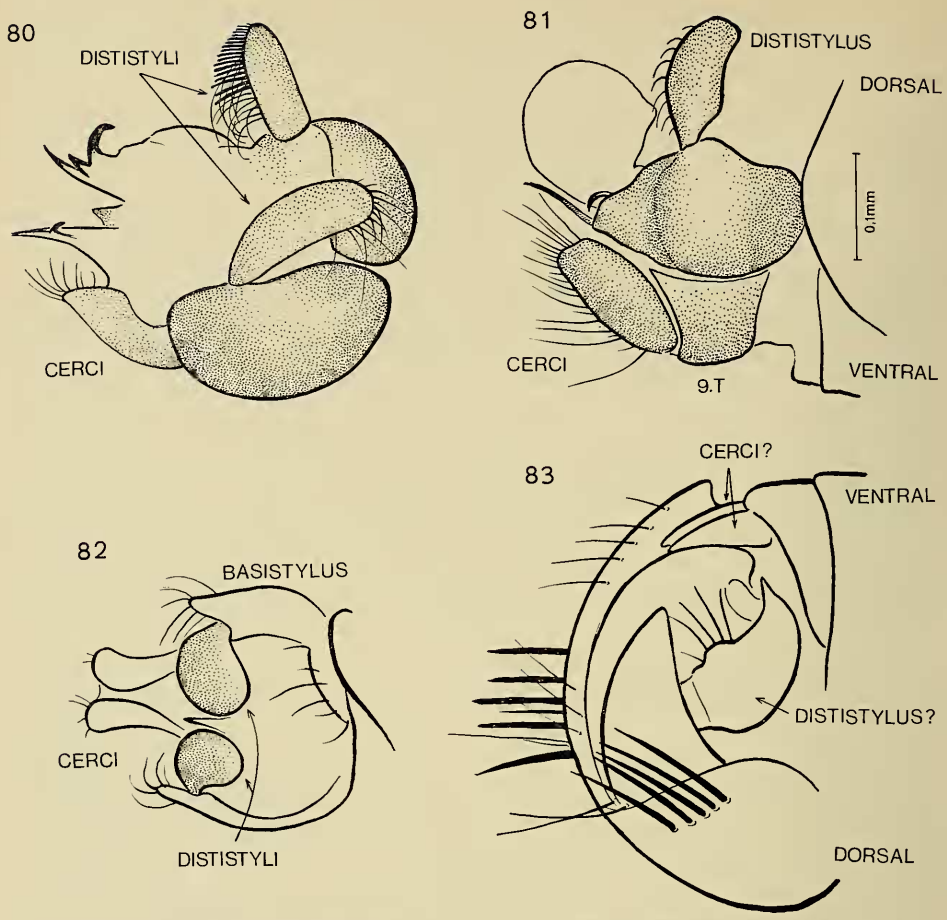


Abb. 80—83: Hypopygium der Männchen von *Trichomyia formosula* Meunier (80: Exemplar Nr. 3722; 81: Exemplar Nr. 8570), *Trichomyia longicornis* Loew (82: Exemplar Nr. 2310) und *Eatonisca tertiaria* Meunier (83: Holotypus). Die Angaben dorsal und ventral beziehen sich auf die praehypopygialen Segmente. Maßstab in allen Abbildungen wie in Abb. 81 angegeben.

geschaffen. Einige von diesen Arten zeichnen sich auch durch ein kurzes 5. Glied der Maxillarpalpen aus. Die Bearbeitung der fossilen Arten hätte nur in Verbindung mit einer sorgfältigen Monographie der rezenten Arten Sinn. Es scheint aber schon heute sicher zu sein. daß unter den *Trichomyia*-Arten des Baltischen Bernsteins einige mit relativ abgeleiteten rezenten Arten am nächsten verwandt sind. Die Gattung *Trichomyia* dürfte also schon im oberen Eocän in mehrere Teilgruppen aufgespalten gewesen sein, die auch in der rezenten Fauna Vertreter besitzen.

Sehr schwierig ist die Beurteilung der ebenfalls aus dem Baltischen Bernstein beschriebenen Gattung *Eatonisca* (mit der einzigen Art *tertiaria* Meunier. Sie (Abb. 72) vereinigt die relativ ursprünglichen Merkmale der Gattung *Trichomyia* (langer CuA_2) mit den relativ ursprünglichen Merkmalen der *Sycorax-Posthon*-Gruppe (lange, nicht verkürzte, vordere Basalzelle). Im Bau der Fühler, in der Länge des 5. Gliedes der Maxillarpalpen und im Fehlen auffälliger Askoide ist *Eatonisca* mindestens so ur-

sprünglich wie die ursprünglichsten Vertreter beider Verwandtschaftsgruppen. Noch ursprünglicher ist die Verzweigungsform des Radialsektors: Der Ursprung von R_{2+3} ist nur wenig in Richtung nach der Flügelspitze verschoben; er liegt unmittelbar hinter dem Abzweig von R_5. So ursprüngliche Verhältnisse zeigt unter den Trichomyiinae nur noch die Gattung *Eophlebotomus* aus dem Burmesischen Bernstein (Abb. 71). Aber bei dieser ist R_{2+3} noch gegabelt und an nähere Verwandtschaft zwischen den Gattungen *Eeophlebotomus* und *Eatonisca* ist wohl nicht zu denken.

Wie bei allen Fossilien mit relativ plesiomorphen Merkmalen, so ist auch bei *Eatonisca* die nähere Bestimmung der Verwandtschaftsbeziehungen nicht möglich. Die Gattung könnte ebensogut ein überlebender Seitenzweig aus der Stammgruppe von *Trichomyia* wie aus der Stammgruppe von *Posthon-Sycorax* oder aus derjenigen beider Gattungsgruppen sein. Vielleicht könnte das Hypopygium Aufklärung bringen. Aber leider sind seine einzelnen Teile in einer für die Psychodidae ganz ungewöhnlichen Weise in den vorhergehenden Segmenten verborgen, so daß nicht einmal ihre sichere Identifizierung möglich ist (Abb. 83). Aus der Gegenwart sind keine Arten bekannt, die als Nachkommen von *Eatonisca* gelten könnten. Die Gattung muß seit der Bernsteinzeit ausgestorben sein.

4. Unterfamilie Psychodinae

Auch in dieser Gruppe sind die ältesten Fossilien aus dem Baltischen Bernstein bekannt. Wie die erhaltenen Typen zeigen, gehört *Psychoda eocenica* Meunier tatsächlich zu den sehr wahrscheinlichen monophyletischen „Psychodini" im Sinne von Quate (1959). Das allein beweist, daß auch die Psychodinae zur Bernsteinzeit bereits in mehrere monophyletische Teilgruppen aufgespalten gewesen sein müssen. Die bis jetzt nicht gegebene Voraussetzung für genauere Aussagen wäre die Aufklärung der zwischen den monophyletischen Teilgruppen der Psychodinae bestehenden Verwandtschafts- (Schwestergruppen-)verhältnisse.

Demgegenüber sind die beiden „*Pericoma*"-Arten und *Telmatoscopus* spec. wenigstens zur Zeit „weniger wichtig", denn die „Gattung *Pericoma*" ist wahrscheinlich ebenso eine paraphyletische Gruppe wie die „Gattung *Telmatoscopus*" und die gesamte „Tribus Pericomini" des gegenwärtigen Systems.

In der „Tribus Pericomini" gibt es aber 2 anscheinend wirklich monophyletische Teilgruppen mit amphinotischer Verbreitung („A-S-Gruppen": Hennig 1958), bei denen transantarktische Ausbreitung mindestens nicht ausgeschlossen werden kann: Die Gattung *Nemoneura* (4 Arten, siehe Satchell 1953a) und die „Gruppe A" der Gattung *Pericoma* im Sinne von Quate (1961a). Die Bedeutung der von Quate für diese Gruppe angegebenen Merkmale wird zwar zum Teil durch Zusätze wie „usually", „often", „frequently" und zum Teil auch dadurch eingeschränkt, daß es sich möglicherweise um plesiomorphe Merkmale handelt. Aber nach Duckhouse (1966, p. 155—156) ist „wing folding" eine charakteristische Besonderheit dieser Artengruppe, und das ist sicherlich ein abgeleitetes Merkmal.

Die Merkmale der beiden amphinotischen Gruppen sind bei den „*Pericoma*"-Arten des Baltischen Bernsteins nicht vorhanden. Diese Fossilien liefern also keine Stütze für die Annahme, daß die beiden amphinotischen Gruppen früher auf den Nordkontinenten verbreitet gewesen sein könnten.

III. Verzeichnis der bisher beschriebenen fossilen Psychodidae

1. Unterfamilie Bruchomyiinae

Baltischer Bernstein (wahrscheinlich oberes Eocän)

Nemopalpus molophilinus (Edwards)

1921 EDWARDS, Ann. Mag. Nat. Hist. (9) 7, p. 437, Textfig.: Flügel; „*Palaeosycorax*".

Vielleicht identisch mit *N. tertiariae*; siehe dort.

Nemopalpus tertiariae (Meunier) (Abb. 5, 41—44, 47, 48)

1905 MEUNIER, Misc. Ent. 13, p. 50, Fig. 1—4: Antenne, Maxillarpalpus, Flügel, ♂ Hypopygium; „*Palaeosycorax*".

Von den 6 Syntypen, die MEUNIER (1905) anführt, sind 4 erhalten (jetzt im geolog.-paläontolog. Institut der Universität Göttingen); die Nummern 438 und 365 sind verschollen. Obwohl MEUNIER angibt „♀ inconnu" ist das von ihm unter den Syntypen angeführte Exemplar Nr. 9733 tatsächlich ein Weibchen. Die 3 anderen Syntypen sind Männchen. Sie gehören 2 verschiedenen Arten an (siehe darüber S. 47). MEUNIERS Abbildung des Hypopygiums scheint zwar nach einem der beiden verschollenen Exemplare angefertigt zu sein. Es ist aber kaum zu bezweifeln, daß die erhaltenen Exemplare Nr. 8907 und Nr. 9531 zur selben Art gehören (Abb. 42—44). Auf diese Art sollte daher der Name *N. tertiariae* beschränkt werden. EDWARDS (1921) selbst gibt die Möglichkeit zu, daß die von ihm unter dem Namen *molophilinus* beschriebene Art mit *tertiariae* identisch ist. Die Beschreibung der 2., im Hypopygium stark abweichenden (siehe S. 49 und Abb. 41), Art überlasse ich einer künftigen Revision der Gattung, da hierbei mindestens alle rezenten altweltlichen Arten berücksichtigt werden müssen.

Außer den Syntypen befinden sich in der Königsberger Bernsteinsammlung (jetzt in Göttingen) noch 2 weitere ♀♀ (1 ♀ ohne Nummer, 1 ♀ Nr. *a* 200), die MEUNIER nicht erwähnt.

2. Unterfamilie Phlebotominae

Libanesischer Bernstein (Neokom)

Phlebotomites brevifilis **n. sp.** (siehe S. 40) (Abb. 23—29, 31—37)

Phlebotomites longifilis **n. sp.** (siehe S. 40) (Abb. 21, 22, 30)

Baltischer Bernstein (wahrscheinlich oberes Eocän)

Phlebotomus tipuliformis Meunier (Abb. 49—56, 60)

1905 MEUNIER, Ann. Mus. Nat. Hungar. 3, p. 254, Taf. VI, Fig. 14—18: ♂ Habitus, Antenne, Hypopygium, Maxillarpalpus, ♀ Maxillarpalpus.

1906 MEUNIER, Naturaliste 28, p. 103: *Phlebotomiella*.

Beide Syntypen sind erhalten; siehe darüber S. 57—60.

Mexikanischer Bernstein (Miocän)

„*Phlebotomus*" *paternus* Quate

1963 QUATE, Journ. Paleont. 37, p. 114, Fig. 2d—e und Taf. 15, Fig. 4: ♂ Hypopygium, Flügel, Photographie.

Die Art gehört nach QUATE in die *vexator*-Gruppe und wäre demnach in die neuweltliche Gattung *Lutzomyia* (sensu THEODOR 1965) zu stellen.

3. Unterfamilie Trichomyiinae

Baltischer Bernstein (wahrscheinlich oberes Eocän)

Eatonisca tertiaria Meunier (Abb. 70, 72, 83)

1905 MEUNIER, Ann. Mus. Nat. Hungar. 3, p. 253, Taf. VI, Fig. 11—13: Habitus, Distalglieder der Fühlergeißel, Maxillarpalpus (fehlerhaft).

Der Holotypus ist erhalten (jetzt in Göttingen). Über die systematische Stellung der fossilen Gattung *Eatonisca* siehe S. 60—61.

Posthon gracilis Loew

1850 LOEW, Bernsteinfauna, p. 31.

1845 BERENDT, Die im Bernstein befindlichen Organischen Reste 1, p. 57 (nur Gattungsname *Posthon* als nomen nudum).

1845 LOEW, Dipterol. Beitr. 1, p. 9 und 10 (nur Gattungsname *Posthon*).

Typen verschollen. Die Art ist möglicherweise mit der folgenden (*tumultuosus*) identisch.

Posthon tumultuosus (Meunier) (Abb. 11, 64, 68, 75, 77)

1905 MEUNIER, Ann. Mus. Nat. Hung. 3, p. 252, Taf. VI, Fig. 6—8: ♂♀ Antenne, ♂ Hypopygium; „*Sycorax*".

1899 MEUNIER, Misc. Ent. 3, p. 175: „*Sycorax* spec."

Die Gattung *Posthon* gilt heute allgemein als Synonym zu *Sycorax*. Die vorliegende fossile Art unterscheidet sich aber von dieser Gattung u. a. durch das Hypopygium inversum; siehe darüber S. 57. Ich halte es für wahrscheinlich, daß *tumultuosus* mit *gracilis* identisch ist (siehe S. 57).

Das von MEUNIER 1899 erwähnte Exemplar ist verschollen. Da MEUNIER der Art aber erst 1905 einen Namen gab, müssen die in dieser späteren Arbeit aufgeführten 6 Exemplare als Syntypen gelten. Von ihnen sind 5 erhalten (jetzt in Göttingen); nur das ♀ Nr. 64 fehlt.

Sycorax prompta Meunier (Abb. 65, 69, 76, 79)

1905 MEUNIER, Ann. Mus. Nat. Hungar. 3, p. 252, Taf. VI, Fig. 9, 10: Antenne, ♂ Hypogygium.

Von den 5 Syntypen fehlt nur das ♀ Nr. 7933. Das von MEUNIER als ♂ angeführte Exemplar Nr. 9489 ist in Wirklichkeit 1 ♀. Außer den Syntypen in der Königsberger Bernsteinsammlung (jetzt in Göttingen) noch 2 ♂♂ (Nr. 2276 und 2539) und 1 ♀ (Nr. 7977).

Trichomyia antennata (Loew) Meunier, nomen nudum

1850 LOEW, Bernsteinfauna, p. 31: *Phalaenomyia* spec.

1899 MEUNIER, Misc. Ent. 7, p. 175: *Phalaenomyia antennata*.

MEUNIER (1899) nennt LOEW als Autor des Artnamens. Es handelt sich wohl sicher um einen in litt.-Namen. Weder LOEW noch MEUNIER haben eine Beschreibung dieser Art gegeben. Das von MEUNIER (1899) erwähnte Exemplar ist verschollen. In seiner späteren Arbeit erwähnt MEUNIER (1905) die Art nicht. Wahrscheinlich ist sie, ebenso wie die anderen von LOEW (1850) erwähnten „*Phalaenomyia*"-Arten mit irgendeiner der von MEUNIER (1905) beschriebenen Arten identisch.

Trichomyia brevicornis (Loew)

1850 LOEW, Bernsteinfauna, p. 31: „Diplonema".

Typen verschollen. LOEW hat unter dem Gattungsnamen „*Diplonema*" diejenigen fossilen Arten zusammengefaßt, die sich — ebenso wie einige rezente Arten (siehe darüber S. 59) — durch besonders lange und kräftige Askoide auszeichnen. Er nennt

aus Baltischem Bernstein 2 Arten: „Ich nenne sie *Diplonema longicornis* und *brevicornis*, weil sie sich durch die verschiedene Länge der Fühler leicht unterscheiden lassen". Auch MEUNIER beschrieb aus dem Baltischen Bernstein 2 Arten mit den Merkmalen der „Gattung *Diplonema*". Sie unterscheiden sich ebenfalls durch die Fühlerbildung. Warum er der Art mit langen Fühlern den Namen *longicornis* Loew zuerkennt, der Art mit kurzen Fühlern aber einen neuen Namen gab (*crassicornis*), ist mir nicht recht erklärlich. Wahrscheinlich ist *crassicornis* Meunier mit *brevicornis* Loew identisch.

Trichomyia concinna Meunier

1905 MEUNIER, Ann. Mag. Nat. Hungar. 3, p. 247, Taf. VII, Fig. 10: Antenne.

Alle 3 Syntypen sind erhalten; sie sind sämtlich ♀♀ (auch das von MEUNIER als ♂ bezeichnete und abgebildete Exemplar Nr. 1624!).

Trichomyia crassicornis (Meunier)

1905 MEUNIER, Ann. Mus. Nat. Hungar. 3, p. 251, Taf. VI. Fig. 5: Antenne; *„Diplonema"*.

Von den 3 Syntypen ist nur das ♂ Nr. 7914 erhalten. Die Art ist möglicherweise identisch mit *Trichomyia brevicornis* Loew (siehe oben). Sie gehört in die „Gruppe B" im Sinne von DUCKHOUSE; siehe darüber S. 59).

Trichomyia decora Meunier

1905 MEUNIER, Ann. Mus. Nat. Hungar. 3, p. 248, Taf. VII, Fig. 12: Antenne.

Der Holotypus (tatsächlich 1 ♀) ist erhalten.

Trichomyia distincta Meunier

1905 MEUNIER, Ann. Mus. Nat. Hungar. 3, p. 250, Taf. VI, Fig. 3: Antenne.

1850 LOEW, Bernsteinfauna, p. 31: *„Phalaenomyia* spec."

1899 MEUNIER, Misc. Ent. 7, p. 175: *„Phalaenomyia distincta* Loew", nomen nudum.

Bei dem von MEUNIER (1899) erwähnten Namen *„Phalaenomyia distincta* Loew" handelt es sich wohl um einen in litt.-Namen. Eine Beschreibung hat MEUNIER erst 1905 (unter dem Namen *Trichomyia distincta* n. sp., also ohne Bezugnahme auf LOEW) veröffentlicht. Die beiden von ihm 1905 erwähnten Exemplare (Syntypen) sind erhalten; das von MEUNIER 1899 erwähnte Exemplar ist verschollen.

Trichomyia formosula Meunier (Abb. 66, 73, 80)

1905 MEUNIER, Ann. Mus. Nat. Hungar. 3, p. 247, Taf. VII, Fig. 8, 9: Antenne, Maxillarpalpus.

Von den 60 Syntypen sind die meisten erhalten. Es fehlen die ♂♂ Nr. 10, 90, 120, 142, 326, 551, 552, 400, 442, 597, 686, 912, 966, 5972, 7921, 9354 und 9895 und die ♀♀ Nr. 336, 371 und 1827.

Trichomyia longicornis (Loew) (Abb. 63, 67, 74, 82)

1850 LOEW, Bernsteinfauna, p. 31; *„Diplonema"*.

1905 MEUNIER, Ann. Mus. Nat. Hungar. 3, p. 51, Taf. VI, Fig. 4 und Taf. VII, Fig. 18: ♂ Antenne, Hypopygium.

Die Typen LOEWS sind verschollen, die 4 von MEUNIER erwähnten Exemplare (sämtlich ♂♂) dagegen erhalten. Danach gehört die Art in die „Gruppe B" im Sinne von DUCKHOUSE (siehe darüber S. 59).

Trichonema procera Meunier

1905 MEUNIER, Ann. Mus. Nat. Hungar 3, p. 249, Taf. VII, Fig. 15—17: Antennen.

Von den Exemplaren, die MEUNIER erwähnt (Syntypen) fehlen nur Nr. 907 („var. ♂") und Nr. 969 („var. ♀"). Die erhaltenen Exemplare gehören offenbar verschiedenen Arten an: Das von MEUNIER fälschlich als ♂ bezeichnete ♀ Nr. 8929 und das

♂ Nr. 9694 (bei MEUNIER als „var. ♂" und dargestellt in Fig. 17) besitzen deutliche Askoide. Beide Exemplare wären demnach zu „*Diplonema*" im Sinne von LOEW zu stellen. Möglicherweise gehören sie zu *crassicornis* bzw. *brevicornis* (siehe oben). Die beiden anderen erhaltenen Exemplare sind ♀♀ (auch das von MEUNIER fälschlich als ♂ bezeichnete und abgebildete Exemplar Nr. 8284). Bei ihnen sind Askoide nicht zu erkennen. Sie gehören also zu „*Phalaenomyia*" im Sinne von LOEW.

Trichomyia nova Meunier

1905 MEUNIER, Ann. Mus. Nat. Hungar. 3, p. 250, Taf. VI, Fig. 1, 2: Antenne, Flügel.

Das einzige von MEUNIER erwähnte Exemplar (Holotypus) ist verschollen.

Trichomyia pulchra Meunier

1905 MEUNIER, Ann. Mus. Nat. Hungar. 3, p. 246, Taf. VII, Fig. 7: Antenne.

Das einzige von MEUNIER erwähnte Exemplar (Holotypus) ist verschollen.

Trichomyia tenera Meunier

1905 MEUNIER, Ann. Mus. Nat. Hungar. 3, p. 248, Taf. VII, Fig. 13, 14: ♂♀ Antenne.

Von den 27 Syntypen fehlen nur 4: die ♀♀ Nr. 438, 840, 981 und 1452.

Burmesischer Bernstein (Miocän)

Eophlebotomus connectens Cockerell (Abb. 71)

1920 COCKERELL, Ann. Mag. Nat. Hist. (9) 6, p. 212.

1929 EDWARDS, l. c. (10) 3, p. 424, Textfig.: Flügel.

Über die möglichen Beziehungen der Gattung *Eophlebotomus* zu der rezenten Gattung *Horaiella* siehe S. 30—32.

Trichomyia swinhoi Cockerell

1917 COCKERELL, Ann. ent. Soc. Amer. 10, p. 21, Fig. 4: Flügel, angeblich Kopf, Thorax und Abdominalende.

Mexikanischer Bernstein (Miocän)

Trichomyia antiquaria Quate

1961 QUATE, Journ. Paleont. 35, p. 950, Fig. 1, 2: Flügel, ♂ Hypopygium.

Trichomyia declivivena Quate

1963 QUATE, Journ. Paleont. 37, p. 112, Fig. 1g: Flügel.

Trichomyia discalis Quate

1963 QUATE, Journ. Paleont. 37, p. 112, Fig. 2a und Taf. 15, Fig. 3: Flügel, Photographie.

Trichomyia glomerosa Quate

1963 QUATE, Journ. Paleont. 37, p. 113, Fig. 2bc: Fühlerglieder, Surstylus.

Trichomyia mecocerca Quate

1963 QUATE, Journ. Paleont. 37, p. 110, Fig. 1a—c, Taf. 15, Fig. 1: ♀ Fühlerglieder, Flügel, Cercus.

Trichomyia smithi Quate

1963 QUATE, Journ. Paleont. 37, p. 112, Fig. 1d—f, Taf. 15, Fig. 2: ♀ Cercus, Maxillarpalpus, Fühlerglieder.

Indischer Kopal (subrezent)

Trichomyia buceras (Loew)

1845 LOEW, Dipterolog. Beiträge 1, p. 7, Fig. 12, 13: Fühlerglieder, Flügel; „*Diplonema*".

4. Unterfamilie Psychodinae

Das phylogenetische System der Psychodinae ist noch ungenügend bekannt (siehe dazu S. 35). Beispielsweise ist die Gattung *Pericoma* nach DUCKHOUSE wahrscheinlich eine paraphyletische Gruppe. Deshalb ist es zur Zeit noch unmöglich, aus den Bernsteinfossilien Schlüsse auf das Ausmaß der Aufspaltungen zu ziehen, die bei den

Psychodinae bereits vor der Bernsteinzeit stattgefunden haben müssen. Auch die zoogeographischen Beziehungen der Bernsteinfossilien lassen sich unter diesen Umständen noch nicht ermitteln.

Die von älteren Autoren (LOEW, MEUNIER) in die Gattung „*Psychoda*" gestellten Fossilien gehören, soweit Typen erhalten sind, tatsächlich zu den Psychodini im Sinne von QUATE (1959). Da es sich bei diesen sehr wahrscheinlich um eine engere monophyletische Teilgruppe der Psychodinae handelt, läßt sich immerhin sagen, daß diese Unterfamilie zur Bernsteinzeit sicherlich bereits mit mehreren monophyletischen Teilgruppen vertreten war. Eine genauere Durcharbeitung der im Baltischen Bernstein gefundenen fossilen Psychodinae kann nur in engster Verbindung mit einer phylogenetisch-systematischen Revision der rezenten Arten erfolgen.

Baltischer Bernstein (wahrscheinlich oberes Eocän)

„*Pericoma*" *formosa* Meunier

1905 MEUNIER, Ann. Mus. Nat. Hungar. 3, p. 243, Taf. VII, Fig. 1, 2: ♂♀ Antennen.

Von den 18 Exemplaren (Syntypen), die MEUNIER anführt, sind 14 erhalten (♂ Nr. 2250, 2681, 2787, 7549, 7781, 8573; ♀ Nr. 2571, 3572, 3779, 3919, 8212, 8385, 8883, 9248).

„*Pericoma*" *speciosa* Meunier

1905 MEUNIER, Ann. Mus. Nat. Hungar. 3, p. 245, Taf. VII, Fig. 3, 4: ♂♀ Antennen.

Die beiden von MEUNIER erwähnten Exemplare (Syntypen) sind erhalten. Das Weibchen trägt aber die Nr. 8864, nicht 8664, wie MEUNIER, wahrscheinlich versehentlich, angibt.

Telmatoscopus spec. (Dänischer Bernstein)

Die Gattung *Telmatoscopus* ist bisher aus dem dänischen oder baltischen Bernstein nicht beschrieben. Im Museum Stuttgart befindet sich 1 ♀ aus dieser Gattung, das im dänischen Bernstein gefunden wurde. Da aber nach DUCKHOUSE (1966) die Gattung *Telmatoscopus* eine poly- bzw. paraphyletische Gruppe ist, wäre eine moderne Revision der Gattung Voraussetzung für die Bearbeitung der fossilen Art.

„*Psychoda*" *bulbifera* (Loew) Meunier

1899 MEUNIER, Misc. Ent. 7, p. 175: nomen nudum.

1850 LOEW, Bernsteinfauna, p. 31: „*Psychoda* spec."

Der von MEUNIER (1899) angeführte Name „*bulbifera* Loew" ist anscheinend ein in litt.-Name. Das von ihm angeführte Exemplar ist verschollen.

„*Psychoda*" *eocenica* Meunier

1905 MEUNIER, Ann. Mus. Nat. Hungar. 3, p. 244, Taf. VII, Fig. 6: Antenne.

Das einzige von MEUNIER angeführte Exemplar (Holotypus) ist erhalten.

„*Psychoda*" *oxyptera* Loew

1850 LOEW, Bernsteinfauna, p. 31.

1905 MEUNIER, Ann. Mus. Nat. Hungar. 3, p. 245, Taf. VII, Fig. 5: Antenne.

Die Typen LOEWS sind verschollen. Das einzige von MEUNIER erwähnte Exemplar (♀ Nr. 3205) ist erhalten.

Mexikanischer Bernstein (Miocän)

Brunettia hurdi Quate

1961 QUATE, Journ. Paleont. 35, p. 950, Fig. 3 und Taf. 108, Fig. 1: Flügel; Photographie.

Telmatoscopus hurdi Quate

1963 QUATE, Journ. Paleont. 37, p. 114, Fig. 3 und Taf. 15, Fig. 5: Flügel, Antenne, ♂ Hypopygium, Photographie.

Philosepedon mexicana Quate

1963 QUATE, Journ. Paleont. 37, p. 114, Fig. 4a—c und Taf. 15, Fig. 6: Teile des ♂ Hypopygiums, Photographie.

Philosepedon labecula Quate

1963 QUATE, Journ. Paleont. 37, p. 116, Taf. 15, Fig. 7: Photographie.

Philosepedon usitata Quate

1963 QUATE, Journ. Paleont. 37, p. 116, Fig. 4d—f und Taf. 15, Fig. 8: Flügel, Teile des ♂ Hypopygiums, Photographie.

Literatur

ABONNENC, E. (1956): L'oeuf et les formes pré-imaginales de deux phlébotomes africains: *P. antennatus* var. *occidentalis* Theodor, 1933 et *P. dubius* Parrot, Mornet et Cadenat, 1945. — Arch. Inst. Pasteur Algér. 34, p. 518—539.

ABONNENC, E. & MINTER, D. M. (1965): Tables d'identification bilingues des Phlébotomes de la région éthiopienne. — Ent. méd., Paris, no. 5, p. 1—63.

ANTHON, H. (1943a): Der Kopfbau einiger nematoceren Dipterenfamilien: Rhyphidae, Trichoceridae, Psychodidae und Ptychopteridae. — Spolia zool. Mus. Haun. 3, p. 1—61.

— (1943b): Zum Kopfbau der primitivsten bekannten Dipterenlarve: *Olbiogaster* sp. (Rhyphidae). Ein Beitrag zur Phylogenie der nematoceren Dipteren. — Ent. Medd. 23, p. 303—317.

BRUNDIN, L. (1966): Transantarctic relationships and their significance, as evidenced by chironomid midges. With a monograph of the subfamilies Podonominae and Aphroteniinae and the austral Heptagyiae. — K. svenska Vetenskaps Akad. Handl. (4) 11, p. 1—472.

— (1972): Phylogenetics and biogeography, a reply to DARLINGTON's „practical criticism" of HENNIG-BRUNDIN. — Syst. Zool. 21, p. 69—79.

CHRISTOPHERS, S. R., & BARRAUD, P. J. (1926): The development of the male and female hypopygium of *Phlebotomus*. — Ind. Journ. Med. Res. 13, p. 853—870.

CHRISTOPHERS, R. S., SHORTT, H. E., & BARRAUD, P. J. (1926): The anatomy of the sandfly *Phlebotomus* Ann. & Brun. (Diptera) I. The head and mouth parts of the imago. — Ind. Med. Res. Mem. 4, p. 177—204.

CRAIG, D. A. (1967): The eggs and morphology of some New Zealand Blepharoceridae (Diptera, Nematocera) with reference to the embryology of other Nematocera. — Trans. Roy. Soc. New Zealand (Zool.) 8, no. 18, p. 191—206.

— (1969): The embryogenesis of the larval head of *Simulium venustum* Say. — Canad. Journ. Zool. 47, p. 495—503.

CRAMPTON, G. C. (1942): Guide to the insects of Connecticut, Part VI. The Diptera or true flies of Connecticut, 1st fasc.: External morphology. — State of Connecticut, State Geolog. Nat. Hist. Survey, Bull. 64, p. 1—165.

DUCKHOUSE, D. A. (1965): Psychodidae (Diptera, Nematocera) of Southern Australia, subfamilies Bruchomyiinae and Trichomyiinae. — Trans. R. Ent. Soc. London 117, p. 329—343.

— (1966): Psychodidae (Diptera, Nematocera) of Southern Australia: subfamily Psychodinae. — Trans. R. Ent. Soc. London 118, p. 153—220.

EDWARDS, F. W. (1921): A note on the subfamily Bruchomyiinae (Diptera Nematocera). — Ann. Mag. Nat. Hist. (9) 7, p. 437—439.

— (1929): A note on the amber moth-fly *Eophlebotomus connectens*, Cockerell. — Ann. Mag. Nat. Hist. (10) 3, p. 424—425.

EMDEN, F. VAN & HENNIG, W. (1970): 21. Diptera, in S. L. TUXEN, Taxonomists Glossary of Genitalia in Insects, 2. Auflage, p. 130—141.

FAIRCHILD, G. B. (1949): A new fly related to *Phlebotomus* from Panama. — Proc. Ent. Soc. Wash. 51, p. 81—84.

— (1952): Notes on *Bruchomyia* and *Nemopalpus*. — Ann. Ent. Soc. Amer. 45, p. 259—280.

— (1955a): A note on *Hertigia hertigi* Fairchild and description of the female. — Proc. Ent. Soc. Wash. 55, p. 101—102.
— (1955b): The relationships and classification of the Phlebotominae (Diptera, Psychodidae). — Ann. Ent. Soc. Amer. 48, p. 182—196.
FAIRCHILD, G. B. & HERTIG, M. C. (1951): Notes on the *Phlebotomus* of Panama VIII. Two new species of *Warileya*. — Ann. Ent. Soc. Amer. 44, p. 422—429.
GAD, A. M. (1951): The head-capsule and mouth-parts in the Ceratopogonidae (Diptera - Nematocera). — Bull. Soc. Fouad Ier Ent. 35, p. 17—75.
GEORGES, D. (1963): Les premiers stades de *Psychoda alternata* Say (Diptères Psychodidae). — Trav. Lab. d'Hydrobiol. Piscic. Grenoble 54/55, p. 81—95.
HANDLIRSCH, A. (1908): Die fossilen Insekten. Leipzig.
HANSON, W. J. (1961): The breeding places of *Phlebotomus* in Panama (Diptera, Psychodidae). — Ann. Ent. Soc. Amer. 54, p. 317—322.
HENNIG, W. (1960): Die Dipteren-Fauna von Neuseeland als systematisches und tiergeographisches Problem. — Beitr. Ent. 10, p. 222—329.
— (1966a): The Diptera fauna of New Zealand as a problem in systematics and zoogeography. — Pacif. Ins. Monogr. 9, p. 1—81.
— (1966b): Dixidae aus dem Baltischen Bernstein mit Bemerkungen über einige andere fossile Arten aus der Gruppe Culicoidea (Diptera Nematocera). — Stuttgart. Beitr. Naturk. 153, 1—16.
— (1969): Kritische Bemerkungen über den Bau der Flügelwurzel bei den Dipteren und die Frage nach der Monophylie der Nematocera. — Stuttgart. Beitr. Naturk. 193, p. 1—23.
— (1972): Diptera in KÜKENTHAL et alii, Handbuch der Zoologie, 4 (2) 2 (im Druck).
JUNG, H. F. (1956): Beiträge zur Biologie, Morphologie und Systematik der europäischen Psychodiden (Diptera). — Deutsche Ent. Zeitschr. (N. F.) 3, p. 97—257.
— (1958a): 9a. Psychodidae-Bruchomyiinae in E. LINDNER, Die Fliegen der paläarktischen Region III, p. 6—10.
— (1958b): 9b. Psychodidae-Trichomyiinae, l. c. III, p. 1—16.
JUNG, H. F. & THEODOR, O. (1958): 9. Psychodidae - Einleitung, l. c. III, p. 1—6.
KEILIN, D. & TATE, P. (1937): A comparative account of the larvae of *Trichomyia urbica* Curtis, *Psychoda albipennis* Zett., and *Phlebotomus argentipes* Ann. & Brun. (Diptera: Psychodidae). — Parasitology 29, p. 247—258.
LEWIS, D. J. & MESGHALI, A. (1961): A remarkable new Phlebotomine sandfly (Diptera: Psychodidae) from Iran. — Proc. R. Ent. Soc. London (B) 30, p. 121—123.
LOEW, H. (1845): Dipterologische Beiträge 1. — Schulprogramm K. Friedrich-Wilhelms-Gymnasium Posen, p. 1—52.
— (1850): Über den Bernstein und die Bernsteinfauna. — Programm Realschule Meseritz, p. 1—44.
MANGABEIRA, O. & GALINDO, P. (1944): The genus *Flebotomus* in California. — Amer. Journ. Hyg. 40, p. 182—199.
MATSUDA, R. (1970): Morphology and evolution of the insect thorax. — Mem. Ent. Soc. Canada 76, p. 1—431.
MEUNIER, F. (1899): Révision des Diptères fossiles de LOEW conservés au Musée provincial de Koenigsberg. — Misc. Ent. 7, p. 179—182.
— (1905a): Sur un curieux Psychodidae de l'ambre de la Baltique. — Misc. Ent. 13, p. 49—51.
— (1905b): Monographie des Psychodidae de l'ambre de la Baltique. — Ann. Mus. Nat. Hungar. 3, p. 235—255. (Tafelerklärungen vertauscht!).
MUKERJI, G. (1931): The process of copulation in *Phlebotomus argentipes* Ann. & Brun. — Parasitology 23, p. 443—444.
PARROT, L. (1934): Notes sur les Phlébotomes XI. Sur les phlébotomes du groupe *minutus* et sur la classification des phlébotomes en général. — Arch. Inst. Pasteur Algérie 12, p. 388—392.
PETERSON, A. (1916): The head-capsule and mouth-parts of Diptera. — Illinois Biol. Mon. 3, no. 2, p. 1—62.
PEUS, F. (1958a): 10a. Tanyderidae in E. LINDNER, Die Fliegen der paläarktischen Region III, p. 1—9.
— (1958b): Liriopeidae, l. c. III, p. 10—44.
QUATE, L. W. (1955): A revision of the Psychodidae (Diptera) in America north of Mexico. — Univ. Calif. Publ. Ent. 10, p. 103—273.
— (1959): Classification of the Psychodini (Psychodidae: Diptera). — Ann. Ent. Soc. Amer. 52, p. 444—451.

— (1961a): Zoogeography of the Psychodidae (Dipt.). — Verhandl. 11. intern. Kongr. Ent. Wien (1960) 1, p. 168—173.
— (1961b): Fossil Psychodidae (Diptera: Insecta) in Mexican amber, part 1. — Journ. Paleont. 35, p. 949—951.
— (1963): . . ., part II. — l. c. 37, p. 110—118.
— (1964): *Phlebotomus* sandflies of the Paloich area in the Sudan (Diptera, Psychodidae). — Journ. med. Ent. 1, p. 213—268. Honolulu.
QUATE, L. W. & QUATE, S. H. (1967): A monograph of Papuan Psychodidae, including *Phlebotomus* (Diptera). — Pacif. Ins. Monogr. 15, p. 1—216.
ROHDENDORF, B. B. (1962): Diptera. — Osnowi Paleontologii 9, p. 307—344.
— (1964): Istoritscheskoje razwitie dwukrylych nasekomych. — Trudy paleont. Inst. Akad. Nauk 100, p. 1—311.
SARÀ, M. (1951): Sulla capsula cefalica delle larve dei Ditteri Psicodidi. — Boll. Zool., Torino, 18, p. 49—56.
SATCHELL, G. H. (1947): The larvae of the British species of *Psychoda* (Diptera: Psychodidae). — Parasitology 38, p. 51—69.
— (1948): The respiratory horns of *Psychoda* pupae (Diptera: Psychodidae). — Parasitology 39, p. 43—52.
— (1953a): The Australian Psychodidae (Diptera), Part I, Australian Journ. Zool. 1, p. 357—418.
— (1953b): On the early stages of *Bruchomyia argentina* Alexander (Diptera: Psychodidae). — Proc. R. Ent. Soc. London (A) 28, p. 1—12.
SCHIEMENZ, H. (1957): Vergleichend funktionell-anatomische Untersuchungen der Kopfmuskulatur von *Theobaldia* und *Eristalis* (Dipt. Culicid. und Syrphid.). — Deutsche Ent. Zeitschr. (N. F.) 4, p. 268—331.
SMART, J. (1959): Notes on the mesothoracic musculature of Diptera. — Smithson. misc. Coll. 137, p. 331—364.
STUCKENBERG, B. R. (1962): The South African species of *Nemopalpus*. — Ann. Natal Mus. 15, p. 201—218.
THEODOR, O. (1932): On the structure of the buccal cavity, pharynx and spermatheca in South American *Phlebotomus*. — Bull. Ent. Res. 23, p. 17—23.
— (1948): Classification of the old world species of the subfamily Phlebotominae (Diptera, Psychodidae). — Bull. Ent. Res. 39, p. 85—115.
— (1958): 9c. Psychodidae-Phlebotominae, in E. LINDNER, Die Fliegen der paläarktischen Region III, p. 1—55.
— (1965): On the classification of American Phlebotominae. — Journ. Med. Ent. 2, p. 171—197.
THEODOR, O. & MESGHALII, A. (1964): On the Phlebotominae of Iran. — Journ. Med. Ent. 1, p. 285—300.
TONNOIR, A. L. (1940): Sur un remarquable organe sexuel secondaire chez mâles du genre *Nemopalpus* Macq. avec description d'une espèce nouvelle et d'une autre peu connue (Dipt. Psych.). — 6 Congr. int. Ent. (Madrid 1935), p. 203—213.
VAILLANT, F. (1971): 9d. Psychodidae-Psychodinae, in E. LINDNER, Die Fliegen der paläarktischen Region III, Lfg. 287, p. 1—48.
WILLIAMS, I. W. (1933): The external morphology of the primitive Tanyderid Dipteron *Protoplasa fitchii* O.S., with notes on the other Tanyderidae. — Journ. New York ent. Soc. 41, p. 1—34.

Anschrift des Verfassers:

Professor Dr. Willi Hennig, Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart, Zweigstelle, 714 Ludwigsburg, Arsenalplatz 3.